



Facultad de Filosofía y Letras  
Máster en Prehistoria y Arqueología

**Reconstrucción Multidisciplinar de la Paleodieta de los  
Homínidos del MIS 3**

**Multidisciplinary Reconstruction of Hominid Paleodiet  
during the MIS 3**

Autor/a: Andrea Pérez Catena

Director/a: Ana Belén Marín Arroyo

Curso 2020 / 2021

## Resumen

*Palabras Clave: Dieta, Neandertal, Homo Sapiens, Recursos Alimentarios*

En el presente trabajo realizaremos un recorrido bibliográfico sobre los trabajos publicados, desde la segunda mitad del siglo XX hasta hoy en día, sobre la dieta de los neandertales y los primeros humanos anatómicamente modernos en Eurasia. Hasta los años 80 del siglo pasado, gran parte de los estudios señalaban las incapacidades que tenía el *Homo neanderthalensis* frente al *Homo sapiens*. Se les proponía una dieta de espectro estrecho, mientras que a los humanos anatómicamente modernos se les atribuía una dieta mucho más variada. En las últimas décadas, los avances tecnológicos y metodológicos han revelado que en realidad los neandertales poseían una dieta mucho más variada de lo que se pensaba. La caza menor, la ingesta de recursos marinos y las evidencias de uso de alimentos vegetales encontradas a través de estudios de micro y macro desgaste dental, paleopatologías dentales, biomarcadores fecales, traceológicos, isótopos estables, cálculo dental, estudios genéticos, arqueozoológicos y tafonómicos han dado una vuelta a la imagen clásica de los neandertales. Todos estos avances han puesto en duda la hipótesis de una dieta basada solamente en proteína animal y la hipótesis de forrajeo óptimo.

A través de este trabajo sintetizamos los diferentes tipos de dieta llevada a cabo por ambos homínidos, en los diversos ambientes naturales. Se tendrá en cuenta los distintos estudios relacionados con la reconstrucción del clima y paisaje, tanto en tiempo y en espacio, para relacionarlos con los recursos disponibles. Se pretende identificar los vacíos de conocimiento en esta línea de investigación. La creación de una página web de acceso abierto, que recopila los estudios realizados con la dieta de los últimos neandertales y primeros humanos modernos desde los años 1960 hasta el 2021, permite acceder a dicha información, con distintos criterios de búsqueda haciendo accesible al público interesado.

## Abstract

*Keywords: Diet, Neanderthal, Homo Sapiens, Food Resource*

In this work we do a bibliographical review of the diet of Neanderthals and the first anatomically modern humans in Europe, from the second half of the twentieth century to today. Most of the related studies have been linked to the inability of *Homo neanderthalensis* in comparison to the *Homo sapiens*, often even linked to the extinction of the former. It has also been argued that Neanderthals had a narrow spectrum diet, while anatomically modern humans were attributed a much more varied diet. In recent decades, thanks to technological advances, new methods have been used to demonstrate a diversified diet. Small game, ingestion of marine resources and evidence of plant food use are found through studies of dental micro- and macro-wear, dental palaeopathology, faecal biomarkers, traceology, stable isotopes, archaeozoological and taphonomic studies. These advances will put into question the hypothesis of a diet based solely on animal protein and the hypothesis of the Optimal Foraging. Through this work we propose a model of a diverse diet by both hominids, relating it to the different natural environments in which they lived. We have considered the different studies related to climate and environment, both located in time and space, and relate them to the available resources, leaving aside the question of the inability of each species to obtain a more varied diet. We have tried to identify gaps in the research related to the subject. With all this in mind, we have created a web page that compile the dietary studies carried out of the late Neanderthals and first modern humans from the second half of the 20th century to 2021. This compilation has different search criteria related to the characteristics of the documents to facilitate the accessibility of this content to the users.

## ÍNDICE

1.	INTRODUCCIÓN .....	6
2.	METODOLOGÍA.....	9
3.	RECONSTRUCCIÓN ECOLÓGICA, CLIMÁTICA Y DISTRIBUCIÓN DE LOS HOMÍNIDOS DEL MIS 3 .....	15
3.1.	PANORAMA CLIMÁTICO .....	15
3.2.	RECONSTRUCCIÓN PALEOECOLÓGICA.....	18
3.3.	DISTRIBUCIÓN DE LOS HOMÍNIDOS.....	21
4.	ESTUDIOS DE LA PALEODIETA.....	24
4.1.	PRIMEROS ESTUDIOS DE LA PALEODIETA DE <i>HOMO</i> <i>NEANDERTHALENSIS</i> Y LOS <i>HOMO SAPIENS</i> .....	24
4.2.1.	Teoría de forrajeo óptimo.....	29
4.2.1.1.	Arqueozoología y tafonomía .....	30
4.2.1.2.	Isótopos estables .....	34
4.2.2.	Ecología nutricional.....	39
4.2.2.1.	Métodos sobre restos dentales .....	40
4.2.2.1.1.	Desgaste dental .....	40
4.2.2.1.2.	Cálculo dental y estudios genéticos .....	45
4.2.2.1.3.	Otras patologías dentales .....	47
4.2.2.2.	Biomarcadores fecales. ....	49
4.2.2.3.	Arqueobotánica: antracología, palinología, traceología y carpología.....	50
5.	ANÁLISIS DEL IMPACTO EN LA COMUNIDAD CIENTÍFICA A TRAVÉS DE SCOPUS.....	54
6.	CONCLUSIONES .....	58

<b>7.</b>	<b>ÍNDICE DE FIGURAS .....</b>	<b>62</b>
<b>8.</b>	<b>BIBLIOGRAFÍA .....</b>	<b>65</b>

# 1. INTRODUCCIÓN

La investigación de la dieta en el Paleolítico es uno de los campos más estudiados dentro de la Arqueología desde el comienzo de la Nueva Arqueología en el siglo XX. La comunidad científica cuenta con numerosas investigaciones que han ido arrojando diversas teorías y aplicando una variedad abundante de metodologías pertenecientes a distintas disciplinas. Esto ha permitido que poco a poco conozcamos cada vez mejor el tipo de recursos que utilizaban los homínidos como alimento, al igual que las estrategias que adoptaban para adquirirlos.

El presente trabajo se centra en la reconstrucción de la paleodieta de los homínidos durante el Estadio Isotópico 3 (MIS 3), periodo comprendido aproximadamente entre 60.000-25.000 BP (Siddal et al., 2008). El MIS 3 es un periodo definido a partir de los análisis de oxígeno en núcleos de hielo de Groenlandia. El registro permite identificar oscilaciones climáticas. A cada periodo se le asignó una numeración MIS, diferenciándose así los impares de los pares, ya que a los primeros se les atribuía a los interglaciares y a los números pares a los glaciares. Sin embargo, cabe mencionar que el MIS 3 es una excepción, pues no se relaciona con un periodo interglaciar por el bajo nivel del mar registrado.

Durante el periodo que nos concierne se produjeron importantes cambios climáticos, poblacionales y culturales. Los eventos climatológicos relacionados con el MIS 3 se han conseguido definir con precisión, no obstante, temas relacionados con la evolución humana y las culturas de transición están en debate actualmente (Berto et al., 2021). Desde una perspectiva cronológica cultural, el MIS 3 comprende el final del Paleolítico Medio y principios del Superior, con la presencia de homínidos como los últimos neandertales y los primeros humanos modernos (Roebroeks, 2008). Dichas especies desarrollaron complejos tecnológicos actualmente denominados como Musteriense, culturas de transición, Auriñaciense y Gravetiense. Cada una de estas culturas ha sido vinculada con una de las especies humanas, mientras que el Musteriense se ha vinculado con el *Homo neanderthalensis*, al *Homo sapiens* se le han atribuido culturas como el Auriñaciense y el Gravetiense (Rubio-Campillo et al., 2019). Las industrias de transición, como el Châtelperroniense o el Uluciense, en cambio, se desarrollaron en cronologías de contacto entre ambas especies. Sin embargo, una de las problemáticas existentes dentro de la atribución de dichas culturas a especies humanas

concretas, pues en que en muchas ocasiones se realizan a través de muestras muy reducidas o nulas de restos humanos.

Cabe mencionar que, a pesar de la coexistencia de ambas especies, la transición del Paleolítico Medio al Superior se conoce por la sustitución de las poblaciones, concretamente la neandertal por la de los humanos modernos. La extinción de los primeros sigue siendo objeto de debate actualmente, ya que se le han atribuido diversos factores como ineficiencia en la tecnología y habilidades de caza (Binford, 1984; Henry et al., 2014); una dieta poco diversa (Fiorenza et al., 2011; Henry et al., 2014; Hockett, 2012); extinción de presas grandes en algunas áreas (Fa et al., 2013; Geist 1978 en Ready 2010); por competencia con los *Homo sapiens* (Pfeiffer 1969 en Ready 2010); causas epidemiológicas (Livi-Bacci 1991 en Hockett y Haws, 2005); erupción volcánica (Golovanova et al., 2019); y una alta mortalidad infantil (Hockett y Haws, 2005).

El MIS 3 es un periodo que cuenta con numerosos cambios de gran contingencia en la historia de la humanidad en un periodo cronológico relativamente corto. Es por ello por lo que muchas investigaciones se han centrado en analizar distintos aspectos. Teniendo en cuenta esto último, este trabajo se centra en la paleodieta de los homínidos de Europa durante el periodo, teniendo en cuenta la heterogénea distribución de recursos disponibles según la zona geográfica, las condiciones climáticas y ambientales, los sesgos relacionados con las metodologías aplicadas y las influencias histórico-culturales de las investigaciones. Así pues, considerando lo anteriormente dicho, este trabajo tiene los siguientes objetivos:

**Objetivo 1:** Realizar una recopilación de estudios centrados en la reconstrucción de la paleodieta de los últimos neandertales y los primeros humanos modernos. Teniendo en cuenta la abundancia y la diversidad las investigaciones, se pretende identificar las diferentes perspectivas generales. Asimismo, se analiza cronológicamente las teorías propuestas por los autores, como también el número de estudios ligados a metodologías concretas.

**Objetivo 2:** Conocer las distintas metodologías y disciplinas implicadas en reconstruir la paleodieta de ambas especies humanas en el MIS 3. La Arqueología es una ciencia que, a través de una perspectiva interdisciplinaria, aplica metodologías y técnicas de otras disciplinas. A través del trabajo cooperativo de otros campos científicos, se logra la aplicación de técnicas vinculadas a otras ciencias, contribuyendo así a un mayor conocimiento del pasado.

**Objetivo 3:** Identificar los vacíos y limitaciones existentes en cada método basado en la reconstrucción de la paleodieta. Es importante conocer cuáles son los vacíos que contiene cada método utilizado, ya que en muchas ocasiones esto nos ayuda a comprender que posiblemente los resultados obtenidos no puedan aplicarse en otros contextos y/o se requiera de uso de otras metodologías para la contrastación o complementación de la información obtenida.

**Objetivo 4:** Fomentar la difusión de estas investigaciones a través de una página web con un catálogo de acceso libre. En muchas ocasiones los estudios publicados no llegan a un gran número de usuarios o es difícil encontrar referencias bibliográficas. Es por ello, por lo que, a través de este trabajo, se ha realizado una base de datos con distintos criterios para el manejo de estudiantes y usuarios interesados.

Para poder efectuar los propósitos anteriormente enumerados, el trabajo se ha organizado de la siguiente manera: 1) metodología; 2) un apartado centrado en el contexto paleoecológico, dando a conocer la situación climática, ecológica y la distribución poblacional del periodo y zona de estudio; 3) presentación de los estudios de paleodieta realizados cronológicamente en el siglo XX y en el siglo XXI, organizado según la metodología utilizada; y 4) el análisis comparativo de publicaciones realizadas en las últimas décadas a través de Google Académico y Scopus. Por último, el trabajo finaliza con 5) una conclusión del recorrido bibliográfico, vacíos y limitaciones metodológicas y el panorama actual de la temática.



## 2. METODOLOGÍA

El procedimiento metodológico llevado a cabo se centra en la recopilación de estudios científicos basados, o con alguna relación, en reconstrucciones de la paleodieta de los homínidos del MIS 3. Sin embargo, es remarcable mencionar que dicho trabajo se ha realizado en dos partes fundamentales: 1) la lectura de los estudios de la paleodieta y 2) el desarrollo de una base de datos para la creación de una página web que permita el acceso de todo usuario interesado en el tema.

La colección de documentos se elaboró mediante la lectura de artículos de revistas, libros y capítulos de libros. La gran mayoría de los estudios proceden de artículos de revistas de alto impacto, no obstante, también se han incluido revistas sin indexar. Entre las revistas leídas aparecen las siguientes: *Nature*, *Science*, *Quaternary International*, *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America (PNAS)*, *Plos One*, *Journal of Human Evolution*, *Journal of archaeological science*, *Quaternary Science Reviews*, *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews: Issues, News, and Reviews*, *Scientific Reports*, *American Journal of Physical Anthropology: The Official Publication of the American Association of Physical Anthropologists*, *Quaternary Research*, *Archaeology International*, *Organic Geochemistry*, *Antiquity*, *Vis-à-Vis*, *Earth and Planetary Science Letters*, *World Archaeology*, *Before farming* y *Annual review of anthropology*.

Los procedimientos de búsqueda para dicha recopilación han sido variados. Por un lado, se han realizado búsquedas con palabras como “neanderthal”, “MIS 3”, “Modern Human”, “subsistence strategies” o “paleodiet” en buscadores como Scopus, Web of Science o directamente en revistas como Science o Nature, entre otras, de ahí el uso de términos en inglés. Las mismas palabras se han introducido en distintos buscadores como Google Académico y el catálogo de la biblioteca de la Universidad de Cantabria. A través de estas primeras búsquedas se ha realizado una lectura preliminar, consiguiendo así una idea general de las perspectivas y metodologías utilizadas en dichos estudios. Una vez que se ha obtenido conocimiento del panorama general de las reconstrucciones de la paleodieta de estos homínidos, se ha procedido a realizar una segunda búsqueda en los mismos buscadores. En esta ocasión, se ha procedido a añadir como palabra clave la metodología aplicada a cada estudio. Asimismo, se ha procedido

a seleccionar aquellos documentos que pertenezcan a los límites cronológicos establecidos. Una tercera búsqueda de dichos documentos se ha realizado mediante las referencias bibliográficas ubicadas en los estudios. Estos se han ido recopilando al mismo tiempo que se realizaba la lectura, lo cual ha permitido estrechar mucho más la búsqueda de reconstrucciones, al igual que ampliar el número de referencias relacionadas con el tema.

Una vez que se ha comenzado la lectura de los documentos recogidos mediante todas las búsquedas mencionadas, se ha procedido a anotar las distintas perspectivas, vacíos o limitaciones metodológicas, diferencias de los estudios de las especies de homínidos o el área geográfica de estudio de cada investigación. Asimismo, los documentos que no se centran en reconstrucciones paleoclimáticas, así como la distribución poblacional, estudios paleoecológicos o paleoclimáticos se han recogido con el mismo procedimiento, aunque estos no se han registrado en la base de datos.

Todos los archivos se han almacenado en carpetas siguiendo una clasificación basada en el siglo en el que se ha publicado: siglo XX o siglo XXI. Además, dentro del siglo XXI, se han creado carpetas ordenadas según el rango cronológico, es decir: 2000-2010; 2011-2015; y 2016-2021. Todo ello nos ha permitido buscar los archivos de forma rápida y eficaz en el caso de necesitar realizar alguna consulta. Por otro lado, todos los archivos se han archivado también en un dispositivo informático denominado Mendeley.

El trabajo perteneciente a la primera parte metodológica nos ha facilitado el registro de las referencias bibliográficas en la base de datos. La aplicación utilizada para dicha elaboración ha sido Microsoft Excel, ya que es una aplicación que contiene una hoja de cálculo de fácil uso y acceso. Dicha plataforma nos ha permitido registrar 165 referencias, y estas a su vez clasificarlas siguiendo distintos criterios. Dichos parámetros han sido elegidos para la fácil y rápida búsqueda de los usuarios a la hora de consultar referencias por lo que han sido las siguientes: los/as autores/as, año de publicación, metodología, palabras clave, país y el DOI (Figura 1). El DOI es la forma de identificar que tiene un artículo o libro digital, por lo que esto nos permite llegar donde se puede adquirir dicho documento (Figura 2). No obstante, existen documentos los cuales no tienen DOI, pues no se han digitalizado o son archivos pertenecientes a libros. En estos casos, se ha procedido a registrar la página web en la que se encuentran estos.

Autoguardado Base de datos bibliográfica\_Andrea Perez Catena - Guardado

Archivo Inicio Insertar Disposición de página Fórmulas Datos Revisar Vista Ayuda

Calibri 11 A<sup>+</sup> A<sup>-</sup> N K S Fuente Alineación Número Estilos

Portapapeles Fuente Alineación Número Estilos

A164 Ottmar Kullmer, Stefano Benazzi, Luca Fiorenza, Dieter Schulz, Stefan Bacso, Olaf Winzen

Autor/a	Año de publicación	Título	Metodología	Palabras Clave	País	Cultura	DOI	Web
1 Hervé Bocherer	1991	biogeochemistry	Stable isotope; Neanderthal; 13C and 15N	natural abund	France	Mousterian	<a href="https://doi.org/10.1016/0047-2484(91)90021-M">https://doi.org/10.1016/0047-2484(91)90021-M</a>	
2 Katherine V. Bo	2000	Reconstructing Mi	Bibliographic	southern France; Mousterian; Grotte du	France	Mousterian; Aurin	<a href="https://doi.org/10.1002/1099-1212(200009/10)10:5&lt;336::AID-OA556&gt;3.0.CO;2-5">https://doi.org/10.1002/1099-1212(200009/10)10:5&lt;336::AID-OA556&gt;3.0.CO;2-5</a>	
3 Marc Fizet, Bri	1995	Effect of Diet, Phy	Stable isotope; Marillac; France; paleoe	systems; colla	France	Mousterian	<a href="https://doi.org/10.1016/S0305-4403(95)80163-4">https://doi.org/10.1016/S0305-4403(95)80163-4</a>	
4 Hervé Bocherer	1997	Isotopic biogeoche	Stable isotope; collagen; diet; Neanderthal; carnivore; L	General		Mousterian	<a href="https://www.jstor.org/stable/29540702?seq=1#metadata_info_tab_contents">https://www.jstor.org/stable/29540702?seq=1#metadata_info_tab_contents</a>	
5 Stanley H. Amb	1998	Prospects for stabl	Stable isotope; conservation; collagen; west Asia; Euro	General		Mousterian; Chate	<a href="https://doi.org/10.1007/s10841-000-0011-1">https://doi.org/10.1007/s10841-000-0011-1</a>	
6 Hervé Bocherer	1999	Palaeoenvironmen	Stable isotope; carbon-13; nitrogen-14; collagen; diet; ne	Belgium		Mousterian	<a href="https://doi.org/10.1006/jasc.1998.0377">https://doi.org/10.1006/jasc.1998.0377</a>	
7 Michael P. Rich	2000	Neanderthal diet	Stable isotope; Vindija; neanderthal; carnivore; Croatia; f	Croatia		Gravettian	<a href="https://doi.org/10.1073/pnas.120178997">https://doi.org/10.1073/pnas.120178997</a>	
8 Thorp, J.	2000	The hunters or the	Stable isotope; hominids; predators; carbon; carbon; niti	General			<a href="https://doi.org/10.1006/jhev.2000.0436">https://doi.org/10.1006/jhev.2000.0436</a>	
9 Ariane Burke	2000	Hunting in the Mid	Bibliographic	hunting; subsistence strategies; neander	General	Mousterian	<a href="https://doi.org/10.1002/1099-1212(200009/10)10:5&lt;281::AID-OA558&gt;3.0.CO;2-9">https://doi.org/10.1002/1099-1212(200009/10)10:5&lt;281::AID-OA558&gt;3.0.CO;2-9</a>	
10 John F. Hoffeck	2000	Mousterian Hunter	Bibliographic	mammals; ecological niche; neanderthal	General	Mousterian	<a href="https://doi.org/10.1002/1099-1212(200009/10)10:5&lt;368::AID-OA555&gt;3.0.CO;2-H">https://doi.org/10.1002/1099-1212(200009/10)10:5&lt;368::AID-OA555&gt;3.0.CO;2-H</a>	
11 Hervé	2001	New isotopic evide	Stable isotope; diet; Engis; Spy; Sclayn; ne	nderthal; bone	Belgium	Uncombian-Kansli	<a href="https://www.jstor.org/stable/26292671?seq=1#metadata_info_tab_contents">https://www.jstor.org/stable/26292671?seq=1#metadata_info_tab_contents</a>	
12 Jose Enrique Eg	2004	New Evidence And	Dental wear	Subvertical grooves; interproximal facet; Portugal; Spain		Oldoway; Acheulian; Mouster	<a href="https://doi.org/10.1006/jhev.2000.0435">https://doi.org/10.1006/jhev.2000.0435</a>	
13 Sally McBrearty	2000	The revolution tha	Bibliographic	homo sapiens origins; neanderthal; sub	General	Middle Stone Age	<a href="https://doi.org/10.1002/1099-1212(200009/10)10:5&lt;379::AID-OA558&gt;3.0.CO;2-4">https://doi.org/10.1002/1099-1212(200009/10)10:5&lt;379::AID-OA558&gt;3.0.CO;2-4</a>	
14 Marylene Patot	2000	Neanderthal Subs	Archaeozoolog	Europe; neanderthal; subsistence; diet	General	Oldoway; Mouster	<a href="https://doi.org/10.1002/1099-1212(200009/10)10:5&lt;379::AID-OA558&gt;3.0.CO;2-4">https://doi.org/10.1002/1099-1212(200009/10)10:5&lt;379::AID-OA558&gt;3.0.CO;2-4</a>	

Autor/a Año de publica Titulo Metodologia Palabras Clave Pais Cultura DOI Web

Figura 1. Criterios de búsqueda creados en la base de datos.

ScienceDirect Journals & Books Register Sign in

View PDF Access through Universidad de Cantab... Purchase PDF Access through another institution Search ScienceDirect

Outline Highlights Abstract Keywords

1. Introduction

2. The archaeological site of EDAR Culebro 1

3. Sample characteristics and method of analysis

4. Results

5. Discussion and conclusions

Acknowledgments

References

Figures (11)

Journal of Archaeological Science Volume 42, February 2014, Pages 500-508

Neanderthal and Mammuthus interactions at EDAR Culebro 1 (Madrid, Spain)

José Yravedra<sup>a,\*</sup>, Joaquín Panera<sup>a</sup>, Susana Rubio-Jara<sup>b</sup>, Iván Manzanao<sup>c</sup>, Alfonso Expósito<sup>a</sup>, Alfredo Pérez-González<sup>a</sup>, Enrique Soto<sup>a</sup>, Mario López-Reco<sup>d</sup>

Show more

+ Add to Mendeley Share Cite

<https://doi.org/10.1016/j.jas.2013.11.011>

Get rights and content

Citing articles (22)

<https://doi.org/10.1016/j.jas.2013.11.011>

Recommended articles

Identifying ancient manuring: traditional phosph... Journal of Archaeological Science, Volume 42, 2014, pp... Purchase PDF View details

Subsistence and social change in central Eurasi... Journal of Archaeological Science, Volume 42, 2014, pp... Purchase PDF View details

Ancient bone collagen assessment by hand-hel... Journal of Archaeological Science, Volume 42, 2014, pp... Purchase PDF View details

Figura 2. Señalización (en rojo) del DOI de un artículo en la página web de ScienceDirect.

Una vez realizada la base de datos, se ha procedido a la creación de la página web. Esta se ha alojado en [www.mis3paleodiet.com](http://www.mis3paleodiet.com). Dicha página cuenta con diferentes apartados: inicio, acerca, catálogo y contacto. El inicio se ha realizado para dar la bienvenida al usuario que visite la página y la especificación de que se trata de un Trabajo de Fin de Máster. Asimismo, aparecen una breve explicación del contenido del trabajo como también los objetivos (Figura 3). En el mismo apartado se realiza una presentación de la persona encargada en realizar el trabajo junto

con la de la tutora que lo ha dirigido (Figura 5). El siguiente apartado es el Catálogo (Figura 4), donde se alojan todas las referencias bibliográficas registradas en la base de datos.

El catálogo cuenta con distintos espacios para poder delimitar la búsqueda. Esto se realiza a partir de los criterios especificados en el apartado de la base de datos. A partir de ahí, se pueden seleccionar distintos apartados dentro de los criterios, por ejemplo, dentro del periodo cultural se puede seleccionar una de las culturas, obteniendo publicaciones relacionadas con el criterio seleccionado (Figura 4).

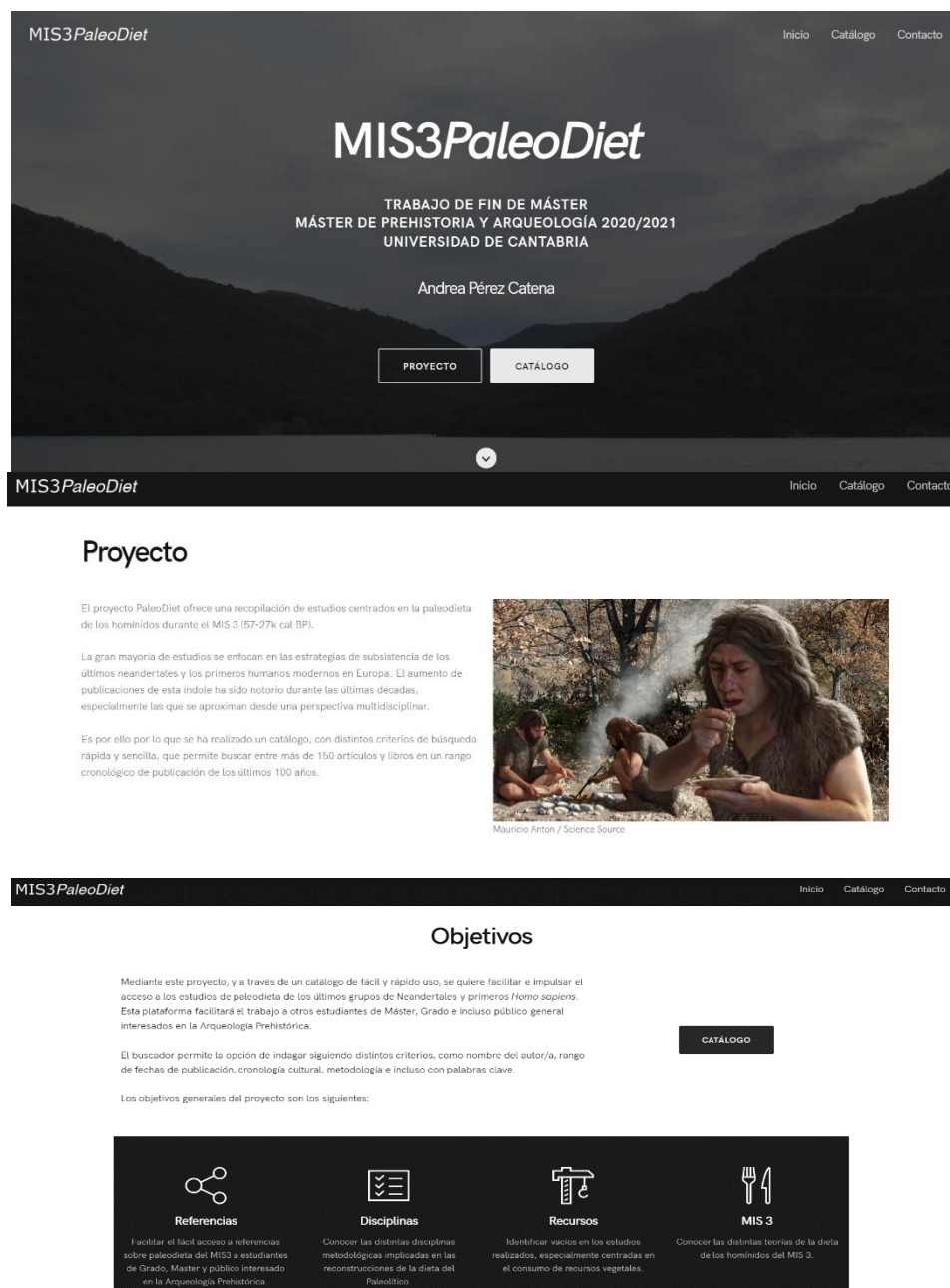


Figura 3. Página inicial de la web con la presentación del proyecto y sus objetivos.

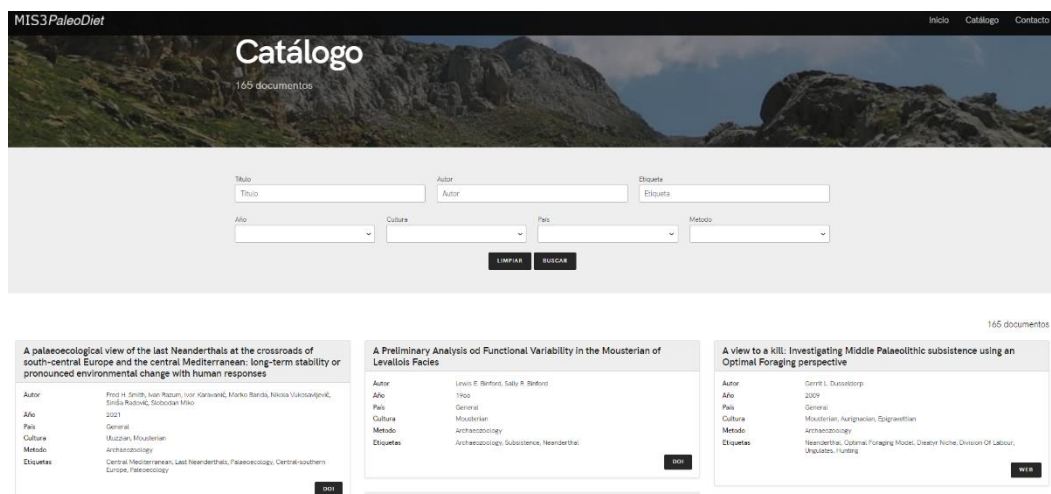


Figura 4. Catálogo de la página web.

+

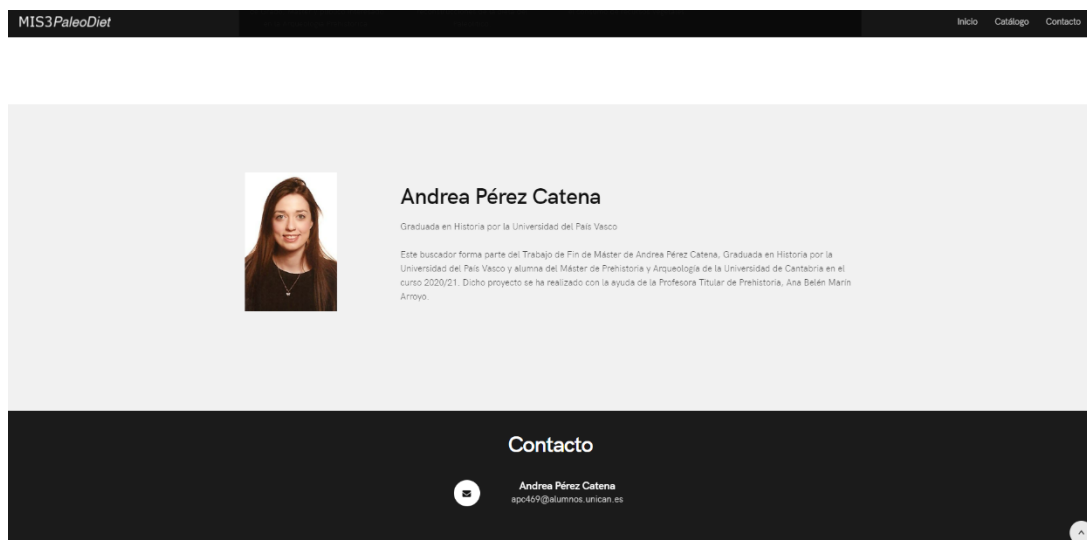


Figura 5. Presentación de las personas que han realizado el trabajo.

Finalmente, en este Trabajo de Fin de Máster se ha realizado un análisis del número de publicaciones relacionadas con las reconstrucciones de la paleodietas de los últimos neandertales y primeros humanos modernos. Para ello, se han utilizado los datos y gráficos alojados en la página web de Scopus. Dicha plataforma es la mayor base de datos de resúmenes y citas que existe en la actualidad, con documentos pertenecientes a revistas científicas, libros y actas de congresos (<https://www.scopus.com>). Cabe mencionar que dicho análisis contabiliza solamente

las publicaciones realizadas en revistas indexadas, por lo que muchos de los estudios publicados en otras revistas no indexadas o libros quedan completamente excluidos.

Para conseguir los datos anteriormente mencionados, se ha procedido a buscar palabras como “Neanderthal”, “Middle to Upper Palaeolithic”, “diet”, “Modern Human” y la metodología que queremos consultar. A través de los resultados obtenidos, la misma plataforma puede generar gráficos y datos estadísticos del rango cronológico deseado (Figura 6). Con ello, se ha procedido a analizar la tendencia de publicación desde las últimas décadas del siglo XIX hasta hoy en día.

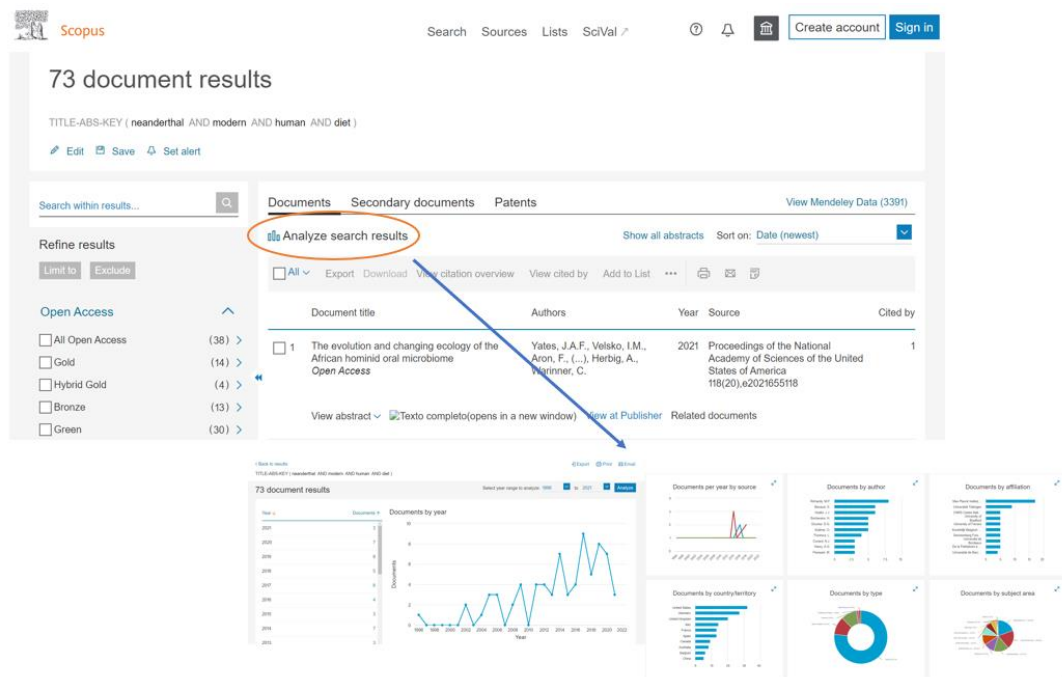


Figura 6. Resultados de la búsqueda a través de Scopus.

### 3. RECONSTRUCCIÓN ECOLÓGICA, CLIMÁTICA Y DISTRIBUCIÓN DE LOS HOMÍNIDOS DEL MIS 3

El MIS 3 es un periodo climático de gran inestabilidad, con grandes fluctuaciones que afectaron a la vegetación, fauna y poblaciones humanas presentes en Eurasia. Dichas fluctuaciones climáticas fueron consideradas drásticas, ya que alternaron las condiciones oceánicas y atmosféricas con condiciones glaciales (Rasmussen et al., 2014). El conocimiento de las condiciones paleoclimáticas y paleoecológicas presentes durante el estadio isotópico ayuda a conocer los recursos disponibles y las estrategias de subsistencia que pudieron adoptar los homínidos.

#### 3.1. PANORAMA CLIMÁTICO

La reconstrucción ecológica y climática es de suma importancia a la hora de conocer las estrategias de subsistencia de los homínidos. La relevancia consiste en conocer los diferentes recursos disponibles, al igual que las condiciones climáticas y vegetales que permitan desempeñar dicha actividad. Es por ello por lo que son numerosos los autores que han realizado interpretaciones climáticas y ecológicas en esta dirección (Jones et al., 2018; Pinilla Pérez, 2012; Salazar-García et al., 2013). El número de investigaciones acerca de la paleoecología y paleoclima de MIS 3 ha ido en aumento en las últimas décadas, sobre todo en base a los núcleos de hielo y sedimentos marinos. La mayoría de los proyectos relacionados con estas metodologías están localizados en Groenlandia, ya que la perforación en las capas de hielo y fondos marinos proporciona información abundante del pasado (Andersen, 2006). Principalmente nos permiten observar las curvas de temperaturas marinas que se encontraban en el pasado, a través de isótopos estables como también de recursos botánicos encontrados en las capas de hielo y/o sedimentos.

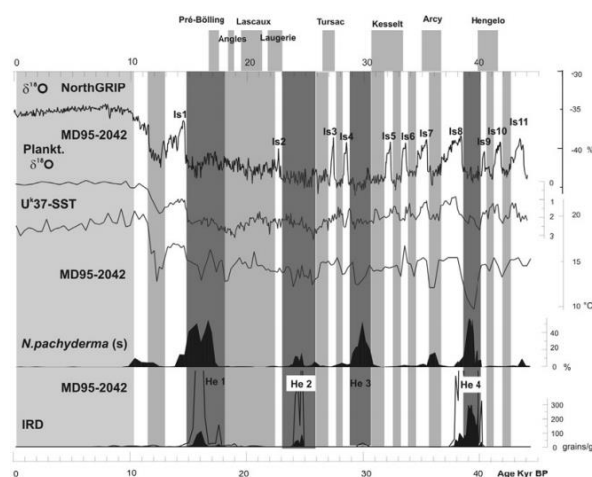


Figura 7. Comparación de las oscilaciones y eventos del Paleolítico Medio y Superior a través de análisis palinológicos de cuevas. Fuente: Zapata, 2007.

No obstante, dicha metodología nos proporciona una visión general del clima en el pasado, por lo que son necesarios otros métodos para realizar reconstrucciones climáticas regionales. Con el fin de obtener una visión mucho más precisa, se suelen realizar análisis sobre los restos botánicos encontrados en yacimientos arqueológicos (d'Errico y Sánchez, 2003); como también marcadores moleculares de especies actuales, conociendo así las variaciones genéticas y los lugares de origen de esas especies (Zapata, 2007), al igual que para conocer la fauna y homínidos que habitaban la zona mediante la antropología y estudios faunísticos (Power et al., 2018); y por último, a través de las conchas y muchas otras especies marinas (Gutiérrez-Zugasti, 2010).

Desde el comienzo de la última glaciación hace 110.000 años (Zapata, 2007), se han detectado numerosas oscilaciones y eventos climáticos con los métodos de carácter general mencionados anteriormente. Además de los registros obtenidos en Groenlandia, el lago de Grande di Monticchino en Italia ha proporcionado información abundante acerca del paleoclima durante estas fechas en la región italiana (Pinilla, 2012). Aun así, la problemática de datar y definir de manera precisa las características y periodos de dichas variaciones sigue vigente en las investigaciones actuales. Uno de los hallazgos que más importancia ha tenido a la hora de entender las variaciones del periodo climático que nos concierne, es la identificación de las oscilaciones denominadas Dansgaard-Oeschger y eventos Heinrich (Figura. 7). Asimismo, se ha conocido que dichas oscilaciones tenían una repercusión rápida en la vegetación y fauna de Europa, estimándose variaciones significativas en periodos de 150/200 (Arrizabalaga, 2009).

Además de las oscilaciones mencionadas, cabe destacar el descubrimiento del geofísico H. Heinrich en el año 1988. Distintos niveles del fondo marino del Norte de la Península Ibérica fueron encontrados por el autor, sedimentos mucho más gruesos de los encontrados hasta entonces (Heinrich, 1988). La detección de anomalías en los altos porcentajes de foraminíferos polares también indicó que existían una serie de eventos vinculados a estas cronologías. Esto se veía reflejados a través de la llegada de icebergs a las costas del Atlántico Norte, es decir, a lo largo del final del Pleistoceno, se produjeron deshielos de magnitud acelerada en varias ocasiones (Zapata, 2007; Arrizabalaga, 2009). Esto demuestra una gran capacidad de influencia de estos cambios en el sedimento, lo cual evidenció un cambio brusco de la temperatura. El desprendimiento de icebergs hizo que el agua dulce y fría aumentase, alterando las corrientes oceánicas. Estos eventos no influyeron de la misma forma en todas las regiones, por lo que sólo



tenemos datos paleoecológicos aislados, en diferentes zonas, por periodos muy cortos de tiempo.

Como ya hemos mencionado anteriormente, existe la problemática de la datación de las oscilaciones D-O y eventos Heinrich, lo cual ha provocado un debate entre los investigadores. Durante varios años ha existido la problemática vinculada a la cronología de estas fluctuaciones (Andersem et al., 2006; Arrizabalaga, 2013; Long y Stoy, 2013; Pinilla, 2012, Zapata 2007). No obstante, este debate fue superado por Rasmussen et al. (2014), ya que a través de la sincronización de los registros obtenidos a partir de los testigos de hielo de NGRIP, GRIP Y GISP2 se pudieron establecer cronologías con un registro común (Figura 8 y 9). Con ello, este trabajo permitió crear una base para investigar mucho más a fondo dichas fluctuaciones.

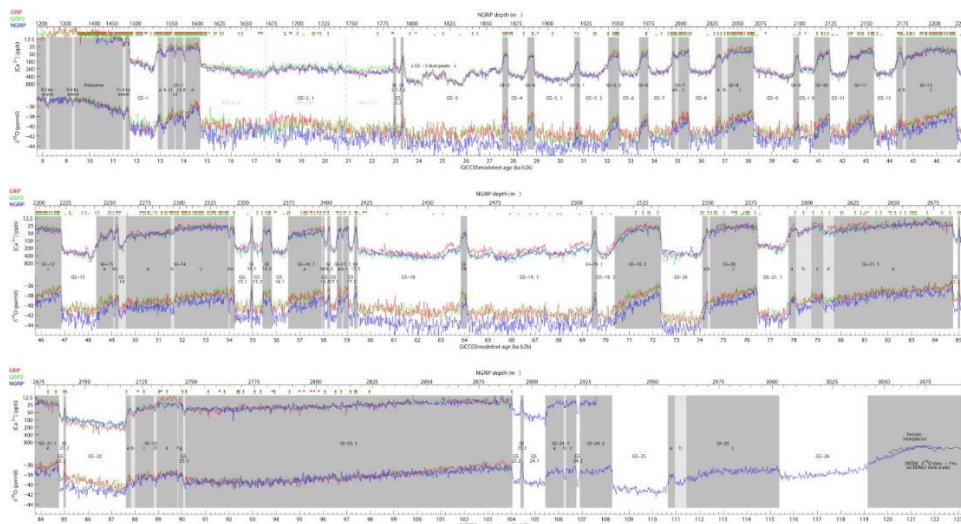


Figura 8. Oscilaciones frío/cálido a partir de los valores medios obtenidos a partir de NGRIP, GRIP Y GISP2. Fuente: Rasmussen et al., 2014.

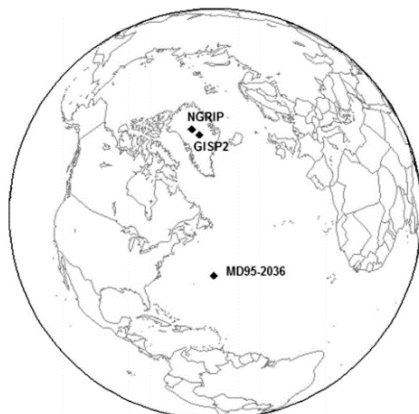


Figura 9. Localización de las diferentes muestras de hielo y sedimentos para la reconstrucción paleoclimática. Fuente: Long y Stoy, 2013.

### 3.2. RECONSTRUCCIÓN PALEOECOLÓGICA

Se han detectado variaciones climáticas rápidas por cortos periodos de tiempo, lo que tuvo una influencia casi inmediata en la vegetación y en la fauna durante el MIS 3. No obstante, las técnicas de testigos de hielo y sedimentos son insuficientes a la hora de tener una perspectiva más detallada de la paleoecología de las regiones. Es por ello por lo que se utilizan diversos métodos anteriormente mencionados en los yacimientos. Hoy en día, gracias a una reconstrucción multidisciplinar, hemos conseguido una visión general del paisaje europeo. No obstante, existen diferencias entre los autores. La gran mayoría opta por hacer una visión paisajística muy general sin tener en cuenta las variaciones anteriormente mencionadas (Pinilla, 2012; Badal et al., 2018; Baldino et al., 2013; Fiorenza et al., 2015). En el caso de Hardy (2010) y Andel y Tzedakis (1996) es distinto, ya que han realizado una reconstrucción paisajística de determinado momento del MIS3, concretamente del 39.000 al 36.000 (Figura 10).

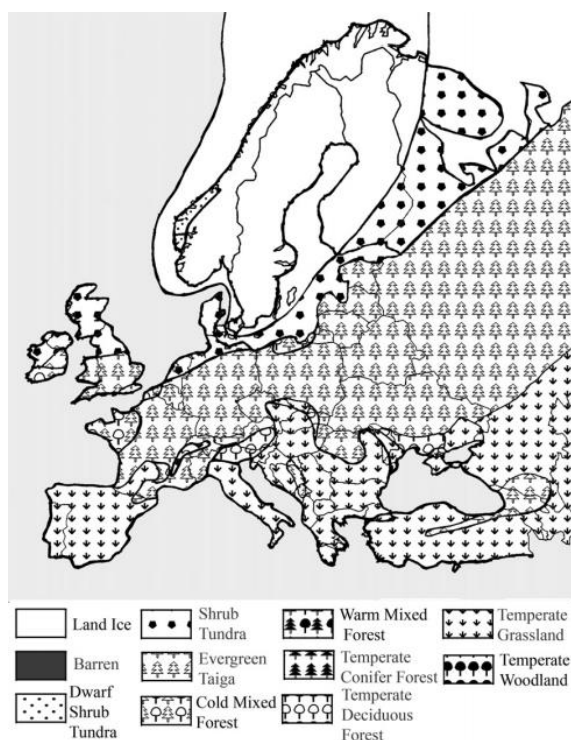


Figura 10. Reconstrucción de la vegetación en Europa entre el 39.000 y 36.000. Fuentes: Hardy, 2010.

Las regiones mediterráneas han sido relacionadas con vegetaciones de clima mucha más templado que en el resto de Europa, concretamente en la Península Ibérica, Italia y los Balcanes. Sin embargo, muchos de los autores han realizado un análisis general de estas zonas, atribuyéndoles vegetaciones templadas homogéneas. Generalmente se les ha atribuido vegetaciones caducifolias mucho más densas que en el resto del continente, aunque estas no

eran tan densas como las del Pleistoceno final (Andel y Tzedakis, 1996). Es por ello por lo que muchas veces se ha relacionado la distribución de poblaciones y algunos tipos de dieta de los homínidos (Fiorenza et al., 2015).

Estos paisajes se reducían y expandían dependiendo del clima y temperatura, ejemplo de ello es la *Península Itálica*, donde se ha documentado distinta abundancia de especies vegetales dependiendo de la cronología (Figura 11). Cabe decir que la abundancia de información sobre los taxones se debe a la riqueza del registro arqueológico de la región, ya que los yacimientos Monticchio, Fimon, Valle di Castiglione, Lagaccione y Vico proporcionan registros polínicos muy detallados del periodo climático (Baldino et al., 2020). Dada la distinta localización de los yacimientos, los resultados obtenidos en las mismas cronologías son dispares. En cronologías tempranas del estadio isotópico que nos concierne, se han detectado grandes porcentajes de evidencias de especies coníferas en el norte y un aumento de bosques templados según nos vamos acercando al sur. A mediados del MIS 3, se ha identificado un episodio frío en toda Europa (Andel y Tzedakis, 1996), lo cual es también reflejado a partir de la reducción de bosques templados (Baldino et al., 2020).

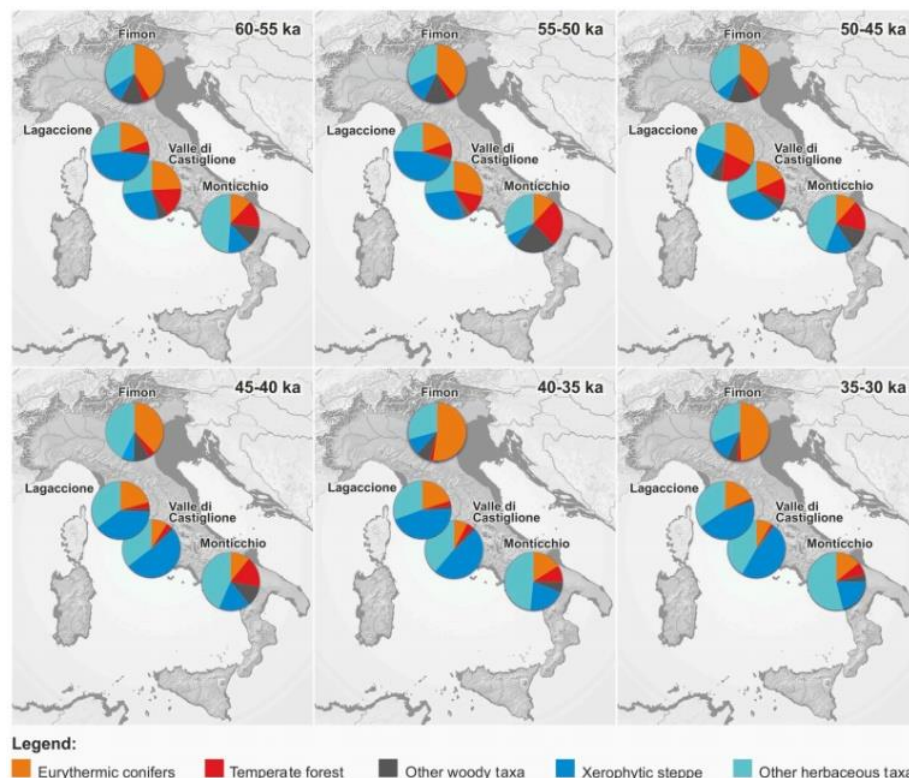


Figura 11. Cambios en la vegetación durante el MIS 3 en la Península Italiana. Fuente: Baldino et al., 2020.

Sin embargo, existen estudios de que demuestran que dentro de regiones Mediterráneas la influencia de las fluctuaciones climáticas no fue homogénea. Ejemplo de ello tenemos el estudio de Columbu et al. (2020), quien a partir del análisis de espelotemas analizó las fluctuaciones climáticas del MIS 3 en la región de Apulia, Italia. Una estalagmita glacial fechada entre ~106 y ~27 Ka mostró un crecimiento ininterrumpido durante milenios, lo cual nos indica que las fluctuaciones climáticas ocurridas en este periodo no afectaron de manera drástica en la región.

En cuanto a los registros obtenidos de la *Península Ibérica y el este de Francia*, generalmente se les ha atribuido vegetación de tipo caducifolia relacionado con climas templados. No obstante, según los resultados obtenidos en el norte de la península, se ha visto que la vegetación era de tipo mesotermófila, llegando a mantenerse en momentos de temperaturas más extremas (Zapata, 2007). Cabe decir que los pinos son un indicador paleoclimático útil a la hora de realizar reconstrucciones paleoclimáticas, ahora bien, no es recomendable utilizarlo como única fuente, ya que nos da una perspectiva muy reducida del paisaje. No obstante, dicho marcador paleoclimático ha sido utilizado para determinar las zonas de temperatura más cálida de la región a través de análisis polínicos y arqueozoológicos, reconociendo así el sur de la península como la zona más templada y el Valle del Ebro y el sureste peninsular como las zonas más áridas (Badal et al., 2013). Generalmente, se han identificado especies como los pinos, robles de hoja perenne y robles caducifolios en la mayor parte de la Península (Salazar-García et al., 2013).

El caso de los *Balcanes* es similar al de los dos anteriores. Gracias a los registros polínicos recogidos en Ionannina, Kopais y Lesbos se han identificado cambios de vegetación durante el MIS 3, reflejando la influencia de las fluctuaciones climáticas, con periodos de vegetación abierta, al igual en Italia y en la Península Ibérica (d'Errico y Sánchez, 2003). Se ha identificado una expansión y reducción constante de bosques caducifolios. No obstante, existe un sesgo relacionado con la conservación de los registros, ya que los registros se han conservado mejor donde la humedad era suficiente y las condiciones del suelo eran adecuadas (Andel y Tzedakis, 1996). En Oriente Próximo, se expandió el bosque perenne sobre el paisaje semidesértico.

En Europa central se han conseguido registros que identifican un paisaje de tipo taiga, prevaleciendo así los bosques abiertos de coníferas (Hardy, 2010). Cabe decir que la vegetación en estas zonas era escasa y que, muchas veces, se ha relacionado con la escasa población y el tipo de actividades de subsistencia que realizaban los homínidos (Fiorenza et al., 2015). En el norte de Europa, concretamente en Fenoscandia, estaba cubierto por una capa de hielo, lo cual dificultaba la presencia de vegetación en la zona.

### 3.3. DISTRIBUCIÓN DE LOS HOMÍNIDOS

La persistencia general de un clima mucho más cálido en el sur de Europa ha condicionado la distribución de la fauna y los homínidos en Europa (Salazar-García et al., 2013; Sola et al., 2020; d'Errico y Sánchez, 2003). Según algunos autores la presencia de los neandertales era mucho más notable en zonas mediterráneas que en el resto de Europa, funcionando como refugio (Finlayson, 2008). No obstante, los hallazgos de la última década han demostrado que los neandertales tenían una gran capacidad de adaptación a distintos climas y nichos ecológicos (El Zaatari et al., 2016).

Las dataciones que evidencian la presencia de los últimos neandertales y primeros humanos modernos han estado en una constante actualización durante las últimas décadas. Es por ello por lo que muchas de las teorías anteriormente planteadas han sido rechazadas. Ejemplo de ello tenemos la hipótesis de “la frontera del Ebro” en la Península Ibérica. una teoría de carácter diferencial geográfico para ambas especies de homínidos, los neandertales y los humanos modernos. La llegada temprana datada en torno al 45.000 por parte de los humanos modernos desde África y su gran capacidad de adaptarse a los entornos los hará situarse en el norte de la península, mientras que los neandertales persistieron en el sur, con un clima más templado (Maroto et al., 2005). Esta adaptación al medio por parte de los neandertales imposibilitaría el paso a los humanos modernos hasta el 37000-30000 cal BP (Haws et al., 2020). No obstante, el hallazgo de herramientas asociadas a un auriñaciense temprano datados entre 41,1 y 38,1 ka cal BP en la ocupación de Lapa do Picareiro, Portugal, desmontará la idea de una separación geográfica entre ambas especies, al igual que una dispersión de *Homo sapiens* en la península mucho anterior a lo que se pensaba. Asimismo, el hallazgo de presencia de humanos modernos entorno a ~45 a 43 ka cal BP en la Cueva de Bajondillo ha sido otra de las evidencias que desmonten la teoría basada en la barrera geográfica.

La presencia de humanos modernos más antigua datada hasta la actualidad es la de Bacho Kiro (Bulgaria) entorno al 46.940 cal BP (Fewlass et al., 2020). Las dataciones fueron realizadas a partir de restos humanos, concretamente la de un diente, junto con la extracción de ADN mitocondrial de varios fragmentos óseos. A partir de estas evidencias se ha observado una dispersión de este-oeste, extendiéndose por la cuenca del río Danubio y a lo largo del borde mediterráneo (Haws et al., 2020). La presencia de humanos modernos en Europa causó una ocupación simultánea de ambas especies en el continente (Carvalho y Bicho, 2021), llegando incluso a registrarse alguna posible evidencia de contacto a través de estudios genéticos (Figura 12), dejando evidente un patrón de mestizaje en algunas zonas (Lalueza-Fox, 2021).



*Figura 12. Yacimientos en los que se ha analizado el genoma de los restos humanos en periodos de contacto (50-40 ka cal BP). Fuente: Lalueza-Fox, 2021.*

Teniendo en cuenta la llegada de los humanos modernos a Europa, la presencia de los neandertales cambió a lo largo del MIS 3. En el inicio del estadio isotópico, la distribución geográfica de la especie se extendió desde Portugal y las Islas Británicas hasta el sur de Siberia (Finlayson, 2008). Sin embargo, por causas que actualmente siguen en debate, las poblaciones de neandertales disminuyeron ampliamente a lo largo del Paleolítico Medio final (Timmerman, 2020), considerando el sur del continente el lugar con más densidad (Figura 13).



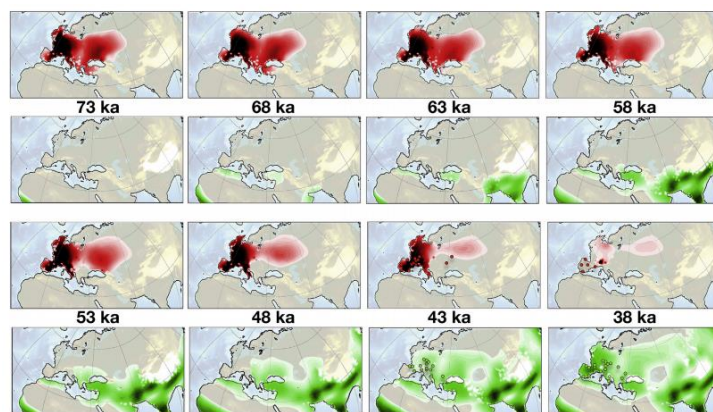


Figura 13. Desarrollo demográfico de los neandertales (rojo) y los humanos modernos (verde). Fuente: Timmerlaman, 2020.

A pesar de que las primeras evidencias de humanos modernos se dieron antes de 45.000 años, cabe destacar que en el área oriental de Europa las industrias de transición datan entre 44-41,5 ka cal BP (Carvalho y Bicho, 2021). Con ello, los datos más recientes del musteriense tardío son de 44-43 ka cal BP. Por lo que es muy probable que hubiese algún tipo de contacto en dicha zona, pues existe una superposición de varios miles de años entre ambas poblaciones en los Balcanes. Asimismo, lo mismo ocurre con la península de Italia, donde las industrias de transición como el Uluzziense y proto-aurignaciense se han registrado en el norte de la península y el musteriense tardío en el centro-oeste y norte. Por otro lado, en la Península Ibérica, la desaparición de los neandertales fue distinta en cada región. Sin embargo, parecen desaparecer en torno al 41,5 ka cal BP, por lo que puede que ambas culturas se hayan superpuesto, ya que el aurignaciense presenta dataciones de 43,3 y 40,5 ka cal BP.

La presencia de ambas especies en Eurasia es objeto de estudio actualmente, con nuevas actualizaciones constantemente. La elaboración de nuevas hipótesis y rechazo o replanteamiento de otras, ha llegado a evidenciar que muchos de los tópicos que giraban alrededor de los neandertales no eran ciertos. Ejemplo de ello es la posible convivencia entre ambas especies, la cual como ya se ha dicho anteriormente, podría haber existido un contacto más estrecho. Se ha podido observar que es



Figura 14. Distribución de los neandertales y localización de yacimientos donde se ha detectado ADN neandertal en el genoma de los humanos modernos. Fuente: Hajdinjak et al., 2021.

posible que la convivencia entre ambas especies puede haber sido más desde mucho antes de lo que realmente se pensaba, llegando incluso a tener cruzamientos más frecuentes entre ambos homínidos (Figura 12 y 14). Estas hibridaciones frecuentes se han llegado a relacionar con uno de los factores de la extinción de los neandertales, ya que consideran que fueron genéticamente “absorbidos” por grupos de humanos modernos (Hajdinjak et al., 2021; Lalueza-Fox, 2021).

## 4. ESTUDIOS DE LA PALEODIETA

### 4.1. PRIMEROS ESTUDIOS DE LA PALEODIETA DE *HOMO NEANDERTHALENSIS* Y LOS *HOMO SAPIENS*

Las investigaciones de la subsistencia de los homínidos en el siglo XX han sido generalmente planteadas desde una perspectiva de competencia entre ambas especies. Dichos estudios han estado ligados a las incapacidades del *Homo neanderthalensis* frente a la de los *Homo sapiens*. Asimismo, el estudio de las estrategias y paleodieta de los homínidos ha estado ausente durante la primera mitad del siglo, ya que las corrientes arqueológicas existentes se inclinaban hacia otros temas como el conocimiento de la evolución y un enfoque histórico-cultural. Es por ello por lo que podemos decir que la investigación de las estrategias de subsistencia de dichos homínidos ha estado marcada por sesgos históricos.

No obstante, existen menciones por parte de varios autores. En la primera mitad del siglo, la mayoría de los autores hacían referencia a una dieta carnívora o en su mayoría con una alimentación relacionada con la proteína animal terrestre. Las primeras menciones vienen por parte de Marcellin Boule (1911 en Ready 2010) y Aleš Hrdlička (1927 en Ready 2010). El primero, relacionó la mandíbula de los neandertales con la dentición, vinculándola con una dieta de tipo vegetariana. Hrdlička, en cambio, define a los neandertales como cazadores que hacían uso del fuego y tenían conocimiento anatómico suficiente de la fauna como para extraer el cerebro y la médula. Sin embargo, a diferencia de los humanos modernos, estos no tenían ninguna forma de almacenamiento (Ready, 2010). Wecker (1954) da a conocer otra interpretación totalmente diferente a las planteadas anteriormente, concluyendo que los *Homo sapiens* aprendieron de las técnicas de caza de los neandertales que vivían en ambientes fríos.



A principios de los sesenta, con la llegada de la Nueva Arqueología, surgen nuevos métodos y teorías sobre la subsistencia de los homínidos, especialmente la de los neandertales. Estos serán los primeros estudios que contengan enfoques exclusivos sobre las técnicas de obtención de alimentos y su consumo en el pasado. Según Marean y Assefa (1999), se han definido cuatro modelos generales de la subsistencia de los neandertales: carroñeros obligados, cazadores flexibles, cazadores completamente adaptados y cazadores menos efectivos. En el caso de los humanos modernos, los estudios dan por hecho una dieta principalmente carnívora y con capacidades suficientes para ser cazadores eficientes, lo cual muchas veces se ha relacionado con la extinción de los neandertales, pues se ha planteado como una cuestión de competencia entre ambos taxones. Ejemplo de ello fue Mellars (1973), quien sostuvo la subsistencia de los humanos modernos incluía pescado y probablemente aves, características contrastables con los neandertales.

Uno de los autores más remarcables de la época fue Lewis Binford. Basándose en los niveles (Figura 15) de subsistencia definidos por Braidwood (1957 en Binford 1966) concluyó que los neandertales eran eficientes depredadores gracias a la influencia de los humanos modernos. Asimismo, esto produjo la denominada “revolución depredadora”, es decir, de una caza variada de distintos taxones a una especialización de esta. No obstante, esta revolución se dio gracias a la llegada de los humanos modernos, ya que era una característica de subsistencia propia de estos, por lo que se refiere a estos últimos neandertales como “neandertales sapiensados” (Binford y Binford, 1966; Binford, 1968).

Sin embargo, la teoría de Binford cambiará en los años ochenta, abogando que los neandertales eran carroñeros obligados, mientras que los humanos modernos eran cazadores totalmente eficientes. Esta teoría fue forjándose paulatinamente durante la década de los setenta por parte de muchos autores, siendo el autor mencionado el más influyente en el modelo de subsistencia. Para llegar a esta conclusión hizo referencia a los restos faunísticos estudiados en Combe Grenal, Grotta Vaufray y Klasies River Mouth (Marean y Assefa, 1999), donde se identificaron mayormente restos de cráneos y extremidades. Según el autor, el hallazgo de estas partes anatómicas específicas se debía a la práctica carroñera a la hora de alimentarse de grandes mamíferos (Binford, 1984), ya que son partes anatómicas con poco aporte energético y habían sido usadas tras el acceso de otros carnívoros. Todo ello se realizó a partir de análisis tafonómicos y arqueozoológicos de la fauna (McBrearty y Brooks, 2000).

Otro de los autores más relevantes de la década de los sesenta fue Howell, quien defendía la eficiencia de los neandertales diciendo que eran una especie inteligente y cooperativa, la cual utilizaba estrategias como el uso de fosas y la realización de batidas para la captura de los animales. Esta teoría, que aboga por una total eficiencia de los neandertales en similitud a los humanos modernos, también se manifestará por parte de Wood (1976 en Ready, 2010) en los años setenta y Chase en los ochenta (1988 en Marean y Assefa, 1999). Las conclusiones fueron realizadas a partir de los restos de fauna obtenidos en Combe Grenal (Chase 1986), La Quina (Chase et al., 1994) y Grotte Vaufray Couche VIII (Grayson y Delpech, 1994) entre otros yacimientos. La justificación dada por el hallazgo de cráneos y extremidades de la fauna fue que las partes de gran utilidad fueron transportadas a otro lugar.

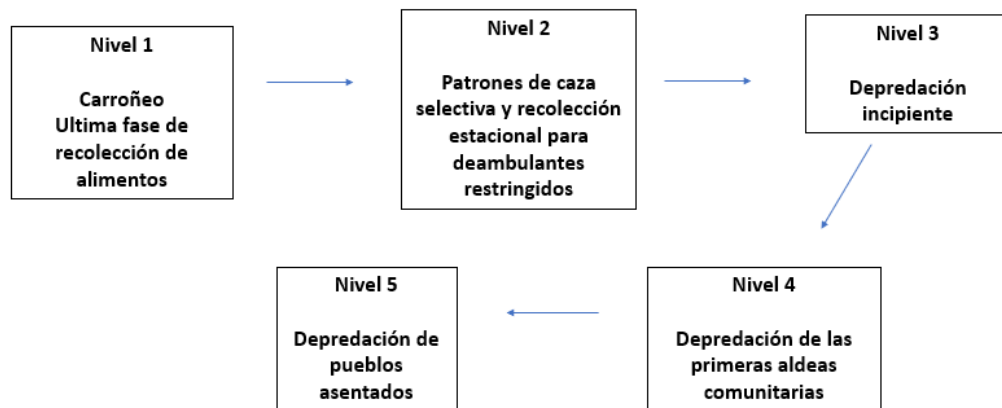


Figura 15. Niveles de subsistencia según Braidwood.

La gran mayoría de los estudios realizados durante las décadas de los años setenta y ochenta, concluyen la poca capacidad de caza del *Homo neanderthalensis* frente al *Homo sapiens*. Como ya hemos mencionado anteriormente, el autor más destacado fue Lewis Binford con su teoría de carroñeo obligado, sin embargo, existen muchos autores que hacen referencia a la falta de eficiencia en la caza por esta especie. Uno de ellos fue Trinkaus (1986), quien a partir de analizar el cambio biológico que supuso la existencia de los humanos modernos frente a la especie anterior, concluyó que la morfología de las extremidades relacionada con la locomoción, la ausencia de patrones de subsistencia planificados y las limitaciones tecnológicas de la especie, produjo que careciesen de capacidades para cazar. Asimismo, Ogilvie et al. (1989) realizó los primeros análisis dentales relacionados con la subsistencia y la paleopatología, basándose en la hipoplasia del esmalte dental, para hacer referencia a la deficiencia nutricional

que supone no consumir proteína de mamíferos. La investigación se basó en el estudio de 669 coronas dentales pertenecientes a neandertales que indicaron grandes niveles de estrés durante el desarrollo de estos individuos, concretamente desde el destete hasta la adolescencia.

Existen hipótesis que se encuentran en una postura intermedia en cuanto a las teorías mencionadas. Por un lado, Richard G. Klein, concluye que los neandertales no eran carroñeros y que cazaban, pero a su vez eran menos eficientes que los *Homo sapiens*. Asimismo, atribuyó el consumo de restos marinos a los neandertales, ya que se encontraron evidencias directas de explotación. Esta teoría surgió a través del análisis del yacimiento de Klasies River Mouth en Sudáfrica, donde hizo una interpretación distinta a la de los otros autores diciendo que la presencia de extremidades y cráneo de macromamíferos se debía a la característica particular de una buena conservación de estas partes (Klein, 1976).

Por otro lado, existió la postura de Mary C. Stiner, en los años noventa con el análisis de yacimientos musterienses en la costa norte de Italia (Stiner y Kuhn, 1992). Su interpretación se basaba en que los neandertales practicaban tanto la caza como el carroñeo, por lo que rechazaba en gran parte la hipótesis de carroñeros obligados de Binford. La realización de una práctica de subsistencia u otra dependía del grado de vegetación existente en el lugar, ya que cuando la vegetación era abundante no podrían tener visibilidad para cazar y tendrían que llevar a cabo prácticas de carroñeo. La metodología utilizada para elaborar dicha hipótesis se basó en la comparación de las estrategias generales de búsqueda de alimentos de poblaciones modernas, tres especies de hienas y lobos. Identificó un patrón que se daban en la mayoría de los casos: cuando llevaban a cabo prácticas carroñeras, los depredadores generalmente transportaban las cabezas y /o cuernos, mientras que los que cazaban transportaban un conjunto más variado de partes anatómicas, sobre todo las extremidades (Stiner, 1991). No obstante, algunos autores no están de acuerdo el estudio (Marean y Kim, 1998), ya que se realizó a partir de un análisis selectivo de las partes anatómicas recuperadas, pues no se tuvieron en cuenta algunos fragmentos y huesos largos.

Los años noventa del siglo XX supuso un importante avance en cuanto a la introducción de nuevas metodologías para el estudio de la paleodieta de los homínidos. Uno de los primeros estudios a partir de isótopos estables fue de la mano de Hervé Bocherens, con el análisis de los

restos faunísticos de Marillac encontrados en el año 1930, actualmente denominado “Les Pradelles” (Bocherens et al., 1991; 2005). A través de estudio isotópico, pudieron utilizar los resultados como referencias ecológicas para determinar la red trófica de los neandertales. No obstante, el estudio de la fauna asociada se realizó unos años más tarde de la mano de Fizet et al. (1995) con un abundante conjunto faunístico. Además, hay que tener en cuenta que los restos fueron excavados sesenta años atrás, con muchas probabilidades de que se realizara una selección de restos faunísticos del conjunto, recuperando así mayoritariamente los identificables. Sin embargo, pudo comprobarse que esta metodología podría aplicarse sobre restos de más de 10.000 años de antigüedad. A finales del siglo Bocherens et al. (1999) analizó las señales isotópicas de los neandertales y fauna asociada a la cueva de Scladina, concluyendo una dieta rica en proteínas de herbívoros.

A lo largo de la década de los 90, dicho autor realizó distintos análisis isotópicos sobre la fauna de varios yacimientos europeos. Según Bocherens (1997) los estudios arqueozoológicos realizados hasta ese momento no mostraban la total representatividad de las especies faunísticas consumidas, no obstante, con la composición química de los huesos esto sí era posible. Se darán cuenta de que uno de los problemas metodológicos consiste en la cantidad de colágeno que deben llevar las muestras a la hora de realizar análisis isotópicos, produciéndose así un problema de conservación en muchos casos.

Otra de las nuevas metodologías utilizadas en la década de los 90 para la reconstrucción de la paleodieta fue el desgaste dental (Lalueza-Fox y Pérez-Pérez, 1993). Se analizaron los restos dentales del individuo de Gibraltar 2, donde se analizaron el número de estriaciones. A través del análisis del desgaste y la comparación con los resultados obtenidos en el yacimiento de sociedades agrarias de La Olmeda, se vio que existía una abrasión alta de los alimentos, ya que contenían surcos subverticales considerablemente pronunciados. No obstante, no tenía mucho desgaste, relacionándolo así con una dieta carnívora.

El avance científico que se dio a finales del siglo XX ayudó a la aparición de nuevas metodologías aplicables en la Arqueología. Esto permitió nuevas visiones y una variedad abundante de interpretaciones, al igual que impulsó revisiones de otros estudios realizados anteriormente. A partir de la Nueva Arqueología en los años sesenta, comenzaron nuevas

perspectivas entorno a diferentes temas, con un considerable aumento de cuestiones que van más allá del papel de los neandertales en relación con los humanos modernos. Con ello, por ejemplo, la metodología arqueozoológica comenzó a hacer uso de la tafonomía para realizar reconstrucciones paleodietéticas y conocer el origen del agente acumulador, entre otras cosas. La abundancia de estudios variados será especialmente remarcable en los años noventa, con estudios como los análisis isotópicos y el desgaste dental. No obstante, la elaboración de distintas interpretaciones puede estar influenciada en algunos casos por diferentes factores como la geografía y la metodología a los materiales arqueológicos. Asimismo, los estudios isotópicos realizados contaban con una insuficiencia de fauna asociada a los individuos humanos, por lo que los datos pueden considerarse ambiguos. Cabe destacar que, aunque se diese una introducción de nuevas tecnologías durante la última década del siglo, los estudios arqueológicos prevalecerán sobre el resto con estudios tafonómicos, ejemplo de ello son Saint Césaire en Francia (Patou-Mathis, 1993), Wallertheim en Alemania (Gaurdzinski, 1995) e Ibex en Gibraltar (Barton et al., 1999). Con ello, durante los años 80-90 se tendrán en cuenta el índice de carnivorismo, patrones de edad e incluso la representación anatómica de los conjuntos para precisar el grado de manipulación de los conjuntos (Yravedra, 2002). Se identificarán marcas de carnívoros superpuestas a las antrópicas como también la presencia de marcas de corte en zonas que se consideran que tienen mayor contenido cárnico, dando lugar a que la eficacia de la caza de los neandertales estuviese cada vez más aceptada.

## **4.2. AUGA DE LAS INVESTIGACIONES SOBRE PALEODIETAS EN EL SIGLO XXI. NUEVOS MÉTODOS Y PERSPECTIVAS**

### **4.2.1. Teoría de forrajeo óptimo**

La Teoría de Forrajeo Óptimo, o según Harris (2004) la teoría de optimización de la caza y la recolección ha estado vigente en numerosos estudios arqueológicos desde el siglo XX hasta el presente. Aunque inicialmente utilizó en el estudio del comportamiento de animales, se ha utilizado para comprender el comportamiento económico de los humanos. Se basa en la relación de los individuos con el entorno en el que viven maximizando su éxito evolutivo (Shennan, 2002; Harris, 2004; Dusseldorp, 2009; Marín-Arroyo, 2009; Blasco López, 2011; Bicho et al., 2013; Henry et al., 2014;). Es decir, los humanos se adaptan al entorno para poder explotar de manera eficiente los recursos. Para poder medir dicha adaptación se utilizan

parámetros como la energía de captación y la tasa de adquisición, utilizando magnitudes como el tiempo y la distancia (Kaplan y Hill, 1992). Asimismo, se tienen en cuenta variables como el peso, la movilidad, el contenido de grasa, el tiempo de procesamiento, tiempo de búsqueda y persecución, el comportamiento del recurso o el riesgo que supone captarlo. De esta manera se puede evaluar la forma en la que el comportamiento de los humanos influye en la evolución de esta, en otras palabras, la selección natural depende en parte de las estrategias de forrajeo de la especie (Dusseldorp, 2009).

Es por ello por lo que esta teoría defiende una dieta estrecha, ya que solo unos pocos alimentos son considerados de “alto rango” (Henry et al., 2014). Es cierto que la caza menor y los recursos vegetales tienden a ser mucho más abundantes que los mamíferos de gran tamaño. No obstante, la tasa de retorno energético obtenido por estos es mucho mayor que cualquier individuo animal pequeño o cualquier recurso vegetal, pues contienen un rendimiento calórico mucho menor (Bicho et al., 2013), se busca una ganancia energética.

En esta línea los hemos observado que los estudios relacionados con análisis isotópicos y arqueozoológicos han estado mayormente vinculados a la teoría mencionada. Gran parte de los estudios relacionados con estas metodologías han mantenido dicha perspectiva, a pesar de que en la última década los estudios isotópicos y arqueozoológicos sigan cada vez más la teoría de ecología nutricional.

#### *4.2.1.1. Arqueozoología y tafonomía*

Las investigaciones centradas en metodología arqueozoológica y tafonómica son las más abundante en contraste con el resto de los métodos utilizados. La perspectiva del Forrajeo Optimo ha predominado durante la mayor parte de su uso, aunque en la última década la teoría de una dieta mucho más variada y similar a los primeros humanos modernos prevalezca (Stringer et al., 2008; Brown et al., 2012; Bicho et al., 2013; Yravedra et al., 2015; Zilhão et al., 2020; Guillaud et al., 2021).

La metodología usada se basa en el análisis de identificación taxonómica y esquelética, al igual que el estudio de su tafonomía y la cuantificación (Blasco, 2012). Dicho procedimiento se ha realizado principalmente desde la segunda mitad del siglo XX, siendo objeto de debate en muchas ocasiones. No obstante, dichos procedimientos se basan en la identificación de cada taxón y parte anatómica encontrada, al igual que la identificación de los procesos postmortem que se reflejen los materiales. La identificación taxonómica y anatómica se suele realizar a partir de colecciones de referencia osteológicas. No obstante, los huesos no identificados se suelen clasificar solamente a nivel anatómico y, si no es posible, se denomina indeterminado. Además de la clasificación mencionada, se suele adjudicar categorías para determinar la talla de peso. Esto último se realiza a través de criterios como el grosor y la robustez. A través de los datos obtenidos por estas normas, se procede a la parte de cuantificación para realizar el NISP (número mínimo de identificados), NME (número mínimo de elementos) y NMI (número mínimo de individuos). Esto posibilita que se realicen estimaciones de la edad y del sexo dentro de cada taxón (Marín-Arroyo, 2010; Blasco, 2011; Germonpré et al., 2014; Gabucio, 2017).

Cabe mencionar que cada vez son más abundantes los estudios que, además de los procedimientos mencionados, utilizan datos espaciales tanto del yacimiento como de las cuencas hidrográficas o desde una perspectiva del paisaje para su correcta interpretación (Fernández-López de Pablo et al., 2014; Carro et al., 2020; Marín-Arroyo y Sanz-Royo, 2021; Guillaud et al., 2021). Asimismo, la introducción de metodologías pertenecientes a otras disciplinas es muchas veces clave para complementar o contrastar la información obtenida.

Uno de los importantes componentes para realizar reconstrucciones paleodietéticas es la tafonomía, ya que nos indica la presencia de un consumo antrópico. A raíz de eso se han podido identificar patrones antrópicos en huesos ligados a mamíferos grandes en Europa, atribuyendo especialmente a *Homo neanderthalensis* una dieta basada en proteína procedente de megafauna terrestre (Yravedra, 2002; Stiner, 2010; Boscato et al., 2011; Germonpré et al., 2014). Generalmente dichos estudios se realizan a partir de perspectivas de Forrajeo Óptimo, incidiendo en el requerimiento energético de los neandertales.

A partir del 2010 el número de estudios que evidencian la caza menor, tanto de mamíferos pequeños como de aves, recolección de moluscos y de peces aumentó considerablemente. Las evidencias de caza de animales terrestres de talla pequeña se han identificado restos óseos de conejo en las cuevas del sur de Francia y la Península ibérica tanto en el Paleolítico Medio tardío como a principios del Paleolítico Superior, aunque los niveles pertenecientes a este último contrastaron con un conjunto de mayor tamaño (Fa et al., 2013). Por otro lado, se identificaron restos de gato montés en el yacimiento de Abric Romaní en cronologías de 55 ka cal BP (Figura 16), siendo la única referencia del consumo del taxón en la Península Ibérica (Gabucio, 2017).

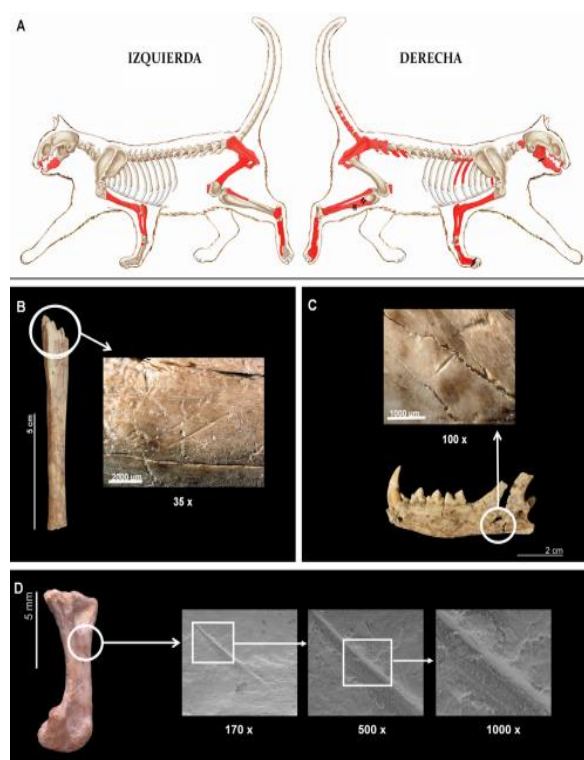


Figura 16. Localización de las marcas de corte encontradas (A) y representación de los elementos anatómicos con marcas antrópicas (B-C-D) en el nivel O de Abric Romaní. Fuente: Gabucio, 2017.

Las investigaciones arqueozoológicas que demuestran una dieta variada tanto para neandertales como para los humanos modernos se centran especialmente en Gibraltar. Debido a la disponibilidad abundante de recursos, dichos homínidos tuvieron acceso a una gran variedad de recursos como aves, mamíferos como focas marinas y moluscos, ya que dicho entorno ofrecía un paisaje muy diverso (Stringer et al., 2008; Brown et al., 2011; Blasco et al., 2016). En la Cueva de Gorham, se ha podido observar que la ocupación posterior auriñaciense, es decir, la ocupación posterior a la de los neandertales, tenía un comportamiento similar, con estrategias igualmente complejas. La recolección rutinaria de moluscos implica una complejidad intelectual, ya que es necesario conocer bien la biología y los regímenes intermareales, ya que el consumo de bivalvos tiene un riesgo de alto de envenenamiento según la estación en la que se recojan (Zilhão et al., 2020). Asimismo, en la Cueva de la Vanguardia se han identificado comportamientos que se repetían constantemente (Stringer et al., 2008). Cabe recalcar la acción de los neandertales como grandes agentes acumuladores de conjuntos de aves en la cueva de Gorham, ya que se ha podido observar la complejidad de su



comportamiento al igual que la versatilidad que supone la caza de estos animales (Blasco et al., 2016).

En otros yacimientos del Paleolítico Medio y Superior en Portugal y el sur de España también han sido encontradas evidencias de consumo de una amplia variedad de alimentos. Aunque en muchos casos parecen ser acumulaciones de carnívoros, algunos presentan claras evidencias de acumulación por homínidos como es el caso de Figueira Brava, Gruta Nova de Columbeira y Gruta de Oliveira (Bicho et al., 2013; Nabais et al., 2018). Asimismo, un estudio realizado por Guillaud et al. (2021) de un análisis ictiológico de 11 conjuntos faunísticos, un total de 3156 restos de peces desde el MIS 11-9 al MIS 3. Se consiguieron los datos de peces de agua dulce de dichos periodos, no obstante, sigue en debate si fue una acumulación antrópica o causada por las aves como se sabe que paso en el caso de Caverne Mari-Jeanne en Francia. Cabe destacar que dichos autores argumentan que se ha encontrado restos óseos no digeridos por lo que puede apuntar a un consumo por parte de homínidos.

En resumen, las evidencias de un comportamiento y técnicas de explotación de recursos complejas han aumentado durante las últimas décadas considerablemente. En muchas ocasiones se ha podido observar una dieta similar en los homínidos del MIS 3. Es por ello por lo que muchos estudios argumentan que la explotación de recursos diversos juega un papel importante el entorno paleoecológico en el que se encuentren. No obstante, debido al sesgo de conservación, los restos de fauna de talla grande-media son los que mayormente predominan en los conjuntos arqueológicos. A esto hay que añadirle la problemática de la fragmentación de las partes anatómicas, ya que muchos de los restos no pueden ser identificables. No obstante, se siguen realizando pruebas bivariadas que se centran en los índices de utilidad de la carne para conocer la preservación ósea (Carro et al., 2020) como también se utilizan técnicas como el ZooMS o análisis paleogenéticos para los restos no identificables. Además, en los últimos años se ha aplicado un nuevo marco metodológico relacionado con los perfiles esqueléticos: el análisis bayesiano (Marín-Arroyo y Ocio, 2018). Este permite conocer el comportamiento económico de los humanos a través de la consideración de las decisiones de transporte y desgaste de los perfiles esqueléticos. Por otro lado, comparar conjuntos realizados por otros equipos de investigación muchas veces es complicado, ya que no se publica el NME o NMI de individuos. Con ello, cabe mencionar que existen distintas formas de calcular estos últimos, lo cual puede suponer un problema cuando el conjunto es estudiado por distintos arqueozooólogos

(Dusseldorp, 2009). Por último, los estudios arqueozoológicos de diferentes zonas y épocas analizadas no se pueden considerar representativos de todas las estrategias que tenían las poblaciones, sólo se pueden representar comportamientos locales y de momentos o periodos determinados.

#### 4.2.1.2. *Isótopos estables*

La metodología basada en isótopos estables para las reconstrucciones paleodietéticas ha comenzado a partir del siglo XXI, con una cantidad considerable de estudios centrados en la zona occidental del continente europeo. Las primeras aplicaciones relacionadas con el método químico se centran en la década de los noventa, no obstante, el número de estudios aumentó en los primeros años del siglo XXI, con una gran parte de los estudios centrados en reconstrucciones dietéticas de los neandertales. Además, se realizarán revisiones de firmas isotópicas anteriores, ya que la mayoría de los estudios de carbono y nitrógeno en el colágeno de los humanos y la fauna asociada presentaban una mala técnica de purificación y conservación del material orgánico (Bocherens et al., 2005).

La metodología empleada se basa en valores isotópicos medidos a partir del colágeno óseo o dentina, tanto de fauna como de los homínidos (Bocherens, 2009). Dichos valores (en ‰) se centran en la proporción de isótopos de carbono 12 y 13; y nitrógeno 14 y 15, los cuales se incorporan según la dieta a la materia orgánica del hueso, es decir, mediante el fraccionamiento isotópico (Dusseldorp, 2011). La procedencia del colágeno es muy importante para la realización de reconstrucciones paleodietéticas, ya que la materia orgánica procedente de restos dentales nos indica valores que el individuo tuvo en el momento de formación de este. Los huesos largos, en cambio, al tener una tasa de remodelación de aproximadamente una década, se pueden realizar reconstrucciones de los últimos diez años (Pearson, 2007; Bocherens, 2009).

Las concentraciones de carbono 12 y 13 se utilizan para conocer si el individuo consumía plantas C3 o C4. La diferencia entre los dos tipos de plantas se basa en el metabolismo (Figura 17 y 18), ya que el proceso para fijar el carbono de la atmósfera mediante la fotosíntesis es diferente. Mientras que las plantas C3 realizan la fijación del compuesto mediante el ciclo

de Calvin con la encima Rubisco, las plantas C4 pueden fijar el dióxido de carbono de dos formas: “en el mesófilo el  $\text{CO}_2$  es fijado como  $\text{HCO}_3^-$  - por la AC para ser tomado a continuación por la PEPc que incorpora el carbono en un ácido C4. Este ácido C4 es transportado hacia la vaina del haz vascular por la acción de acarreadores específicos ATP dependientes en donde es descarboxilado para liberar  $\text{CO}_2$  que es fijado por Rubisco e incorporado en el ciclo de Calvin-Benson. Con la acción de este mecanismo de concentración y bombeo de  $\text{CO}_2$  hacia los sitios de fijación por RUBISCO la planta es capaz mantener tasas altas de asimilación de  $\text{CO}_2$  en presencia de baja concentración intercelular de dicho gas” (Benavides, 2003). Por lo tanto, los valores son más elevados en plantas de tipo C4 que las de C3.

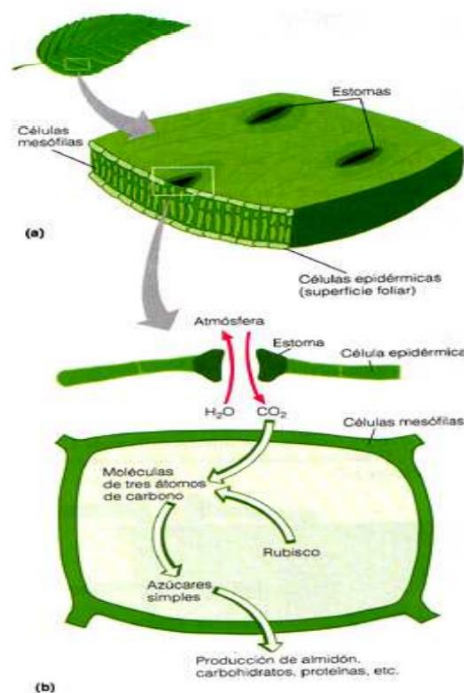


Figura 17. Ciclo metabólico de fijación del carbono de plantas C3. Fuente: Benavides, 2003.

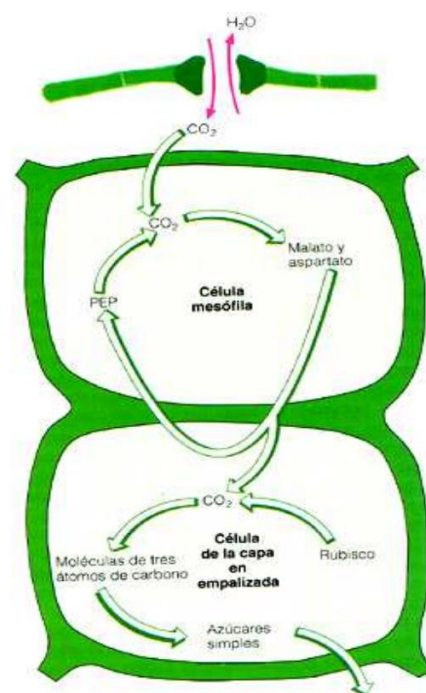


Figura 18. Ciclo metabólico de fijación del carbono en plantas C4. Fuente: Benavides, 2003.

La concentración de nitrógeno, en cambio, nos muestra la fracción proteica de los alimentos. Dichos valores varían según la posición en la cadena trófica del individuo (Figura 19), ya que los valores del elemento aumentan un 3-5% respecto a la presa (Bocherens, 2009). Asimismo, los recursos procedentes de zonas marinas suelen tener valores más elevados que los que proceden de zonas terrestres, además de una menor negatividad de los valores de carbono (Bocherens, 2006; Richards et al., 2008).

Además de factores como la tipología de plantas y geografía, la fisiología de los individuos es de suma importancia a la hora de realizar reconstrucciones alimentarias en el pasado (Richards y Trinkaus, 2009; Bocherens, 2006), como la lactancia y el destete. Estas alteran los valores isotópicos de las muestras, sobre todo en los valores de nitrógeno 15. Ejemplo de ello son los resultados obtenidos de un neandertal que tenía un año aproximadamente (Joauen et al., 2019), con valores mucho más elevados que individuos y carnívoros asociados.

Obtener muestras de fauna asociada a los individuos es importante como línea de base, ya que se pueden realizar comparaciones para determinar un tipo de dieta carnívora o herbívora. Es por ello, que es necesaria la existencia de un conjunto abundante y con una buena conservación para obtener resultados fiables.

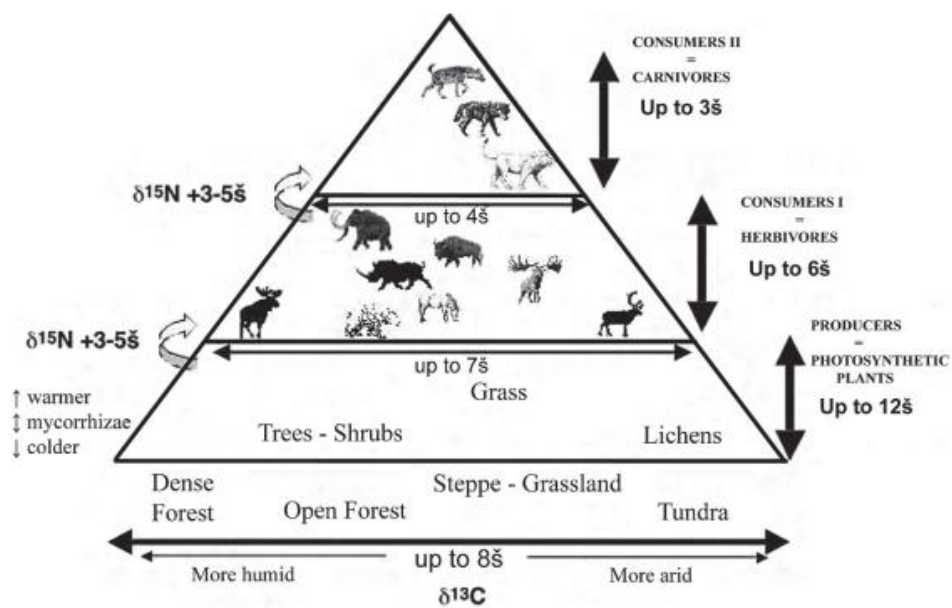


Figura 19. Esquema de las variaciones de valores de isótopos según la posición en la red trófica y factores ambientales. Fuente: Bocherens, 2009.

Para calcular el rango de posibles proporciones de presas, se suelen utilizar modelos estadísticos de carácter mixto. Este modelo junto con la fauna asociada, pueden ser utilizados para conocer la procedencia de la proteína en la que basaban mayormente su alimentación. Los análisis de fauna de laboratorio controlados como de entornos naturales siendo monitoreados también han sido utilizados a la hora de realizar comparaciones de las firmas isotópicas (Bocherens et al., 2009). Asimismo, el análisis del  $\delta^{15}\text{N}$  y de  $13\ \delta\text{C}$  se realiza a través de la

técnica de Análisis Isotópico específico de compuesto de aminoácidos (CSIA-AA). Mediante este tipo de técnicas se puede conocer información específica de los aspectos del metabolismo del nitrógeno en los individuos y las propiedades del ecosistema, siempre y cuando se obtengan las calibraciones adecuadas (Ohkouchi et al., 2017). Se diferencian principalmente dos tipos de aminoácidos en el estudio del carbono: fenilalanina y valina. En el estudio del nitrógeno, en cambio, se analizan los valores de fenilalanina y ácido glutámico.

Como ya hemos mencionado anteriormente, los primeros estudios realizados fueron en la década de los noventa (Bocherens et al., 1991; 1997; 1999; Fizet et al., 1995). No obstante, los estudios aumentarán considerablemente a partir de los 2000, donde autores como Hervé Bocherens y Michael P. Richards serán los principales protagonistas en esta línea. El primer autor realizó el estudio isotópico del yacimiento Les Pradelles (Bocherens et al., 2001), Saint Césaire (Bocherens et al., 2005), Camiac, La Berbie, Spy, Scladina, Goyet, Brno, Dolní Věstonice y Kostenki (Bocherens y Drucker, 2006) y Payre (Bocherens et al., 2016). Mediante dichos estudios concluyó que la fuente de alimentación principal de los neandertales eran grandes herbívoros, ya que se compararon con la fauna asociada y encontraron semejanzas con los carnívoros, concretamente las hienas. Michael P. Richards seguirá esta misma línea realizando estudios isotópicos en individuos de Vindija (Richards et al., 2000), Jonzac (Richards et al., 2008) y Payre (Richards et al., 2001). La conclusión del autor concuerda con la de Bocherens, defendiendo una dieta exclusivamente destinada a carne animal terrestre procedente de mamíferos medianos-grandes, ya que estos proporcionaban mayor aporte energético para sus requerimientos metabólicos.

En todos los estudios mencionados, los valores de  $\delta^{15}\text{N}$  eran considerablemente altos, en muchas ocasiones mucho más altos que los de la fauna asociada, concretamente los carnívoros. Es por ello por lo que ha sido constantemente relacionado con la ingesta de mamuts y en entornos fríos, ya que se considera que tiene valores elevados de nitrógeno (Bocherens et al., 2005; WiBing et al., 2015).

En el caso de los humanos modernos, los autores están de acuerdo en que tenían una dieta de amplio espectro donde se incluye el consumo de proteínas, tanto de animales terrestres como marinos, y vegetales (Richards et al., 2000; Bocherens y Drucker, 2006). Los valores

elevados de nitrógeno se relacionaron con el consumo de animales de agua dulce (Bocherens y Drucker, 2006; Richards y Trinkaus, 2009). Sin embargo, según Lee-Thorp y Sponheimer (2006 en Pearson, 2007) no hay diferencias significativas entre los últimos neandertales y primeros humanos modernos en cuanto a la dieta.

Los estudios isotópicos que han abogado por una dieta mucho más amplia de la que se pensaba en los neandertales aumentó a partir de la primera década del siglo XXI. La influencia del modelo basado en la ecología nutricional (véase en el apartado 4.2.2.) hizo que en dichos estudios se considere la ausencia de restos vegetales por su falta de conservación y por la incapacidad del método isotópico para detectar alimentos con bajo contenido proteico. Asimismo, se realizaron estudios multidisciplinarios en los que las evidencias isotópicas fueron complementadas con el registro arqueológico y otras metodologías de distinta índole. Cabe destacar que estudios con isotópicos que abogan por un consumo de carne está vigente en la arqueología reciente, ejemplo de ello tenemos a WiBing et al. (2015) con los restos de la Cueva de Goyet o Joauen et al. (2019) con los individuos de Les Cottes.

En resumen, los estudios indican valores mucho más elevados de nitrógeno en comparación con la fauna asociada, esto en muchos casos es argumentado por el consumo de mamíferos, ya que se consideran alimentos ricos en el isótopo mencionado. No obstante, con estudios influenciados por el modelo de *ecología nutricional*, se le ha atribuido a una explicación fisiológica de la especie ya que el registro arqueológico no respalda la hipótesis de único consumo de mamíferos (Dusseldorp, 2011). Asimismo, los resultados obtenidos en dichos estudios nos muestran discrepancias a la hora de realizar reconstrucciones alimentarias. Por un lado, en el yacimiento francés de Saint Césaire, además de contener una insuficiencia de materiales pertenecientes al conjunto faunístico asociado, existen una discrepancia entre los valores faunísticos y los de los humanos (Dusseldorp, 2011). Por otro lado, la cuestión relacionada con la conservación del colágeno ha supuesto un problema en muchos casos, mayormente a principios de los 2000, cuando las muestras requeridas eran mucho mayores. Ejemplo de ello tenemos el estudio isotópico de Vindija por Richards et al. (2000), donde solamente se recuperó una muestra con resultados isotópicos fiables.

Además de las consecuencias derivadas de la conservación, la escasez de fauna asociada a los individuos supone un problema a la hora de realizar posicionamientos en las redes tróficas. En muchas ocasiones se ha recurrido a comparar con fauna registrada en niveles distintos a los individuos. Por otro lado, los isótopos estables tienen en cuenta los valores proteicos principalmente, sin tener en cuenta que existen alimentos con muy baja carga proteica, lo cual no nos indica si realmente se consumían alimentos como plantas y hongos (Hardy, 2010).

#### **4.2.2. Ecología nutricional**

A principios del siglo XXI el modelo de ecología nutricional cobrará fuerza en los estudios relacionados con reconstrucciones paleodietéticas, especialmente los relacionados con el *Homo neanderthalensis*. El modelo se basa en la obtención de determinados alimentos independientemente de del coste energético que requieran para su captación (Blasco López, 2011). A diferencia de la teoría de forrajeo óptimo, el modelo rechaza completamente las cuestiones relacionadas con una ingesta de determinados alimentos por su aporte energético, pues la base de la teoría es que el individuo obtenga todos los nutrientes esenciales para poder llevar a cabo sus funciones vitales, independientemente de su coste/beneficio (Hockett y Haws, 2003; 2005; Blasco López, 2011; Hockett, 2012). Los seres humanos necesitamos alrededor de cincuenta nutrientes para el crecimiento y mantenimiento de nuestro organismo, afectando así a las tendencias demográficas poblacionales.

Existen seis clases de macronutrientes esenciales: proteínas, lípidos, hidratos de carbono, vitaminas, minerales y agua. No obstante, no todos tienen un aporte energético, ya que las vitaminas, los minerales y el agua se consideran nutrientes no energéticos (Hockett y Haws, 2005). Sin embargo, dichos nutrientes son moléculas esenciales para el funcionamiento del metabolismo, tienen un papel importante en la estructura celular y proceso metabólico o es un componente importante en las reacciones metabólicas. Es por ello por lo que el modelo ecológico nutricional aboga por una dieta eclética cuando se pueden observar patrones de mortalidad infantil baja, aumento de esperanza de vida, una disminución de patologías y aumento demográfico general.

Los estudios arqueozoológicos y de isótopos estables en muchas ocasiones siguen los modelos de forrajeo óptimo debido a los vacíos metodológicos, ya que la mala conservación de los restos vegetales como también la baja cantidad proteica de estos ha causado que sean prácticamente invisibles en las investigaciones. No obstante, desde principios de siglo se han desarrollado metodologías complementarias para captar esa ausencia y abogar por una dieta variada en los homínidos del MIS 3, como el estudio del desgaste dental y el cálculo, estudios paleogenéticos como las adaptaciones genéticas, paleopatológicos, biomarcadores fecales o arqueobotánicos.

#### 4.2.2.1. *Métodos sobre restos dentales*

##### 4.2.2.1.1. *Desgaste dental*

El microdesgaste dental es uno de los métodos más requeridos por la comunidad científica hoy en día. Los avances relacionados han sido notorios durante las últimas décadas, especialmente los últimos diez años. Sin embargo, a diferencia de los métodos mencionados en este apartado relacionado con la ecología nutricional, este tipo de métodos se ha visto involucrado en ambos modelos como veremos más adelante.

El desgaste dental comienza en el momento en el que erupcionan los dientes y comenzamos a utilizarlos hasta que morimos o dejamos de hacer un uso de sus funciones. De esta manera, se han identificado tres mecanismos principales relacionados con la actividad dentaria: abrasión, atrición y erosión. La *abrasión* suele tener influencia principalmente en la cara oclusal de los dientes, ya que se trata de “la fricción con los materiales exógenos forzada sobre las superficies dentales” (Fiorenza et al., 2020). La *atrición* se relaciona con la actividad mecánica de la boca, producida por el contacto con los dientes. En la *erosión*, en cambio, intervienen factores químicos que alteran el esmalte dental. Cada mecanismo deja marcas distintas en los restos: la abrasión tiende a cambiar la forma o morfología del diente primario; la atrición, en cambio, se produce en áreas pequeñas dejando superficies pulidas y planas; la erosión produce depresiones cóncavas y redondeadas, y produce un ablandamiento de la capa exterior.



Dichos mecanismos pueden identificarse en muchos de los restos dentales encontrados en los yacimientos. Los dientes fósiles muestran patrones de desgaste en forma de estrías o agujeros (Pinilla Pérez, 2012), especialmente cuando se trata de la zona oclusal. No obstante, muchos estudios se centran en la cara oclusal-vertebral del diente, ya que no está tan influenciado por una actividad de abrasión y atrición, pues en muchas ocasiones desgaste oclusal puede producir una ausencia del esmalte en la zona, dejando la dentina en la cara superficial oclusal (Figura 20).

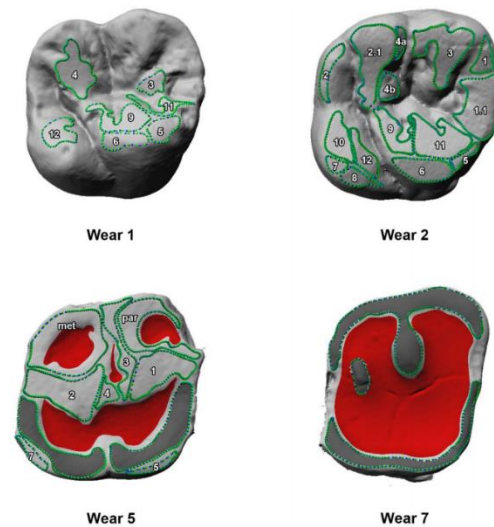


Figura 20. Niveles de microdesgaste en la zona oclusal. Dentina marcada en color rojo. Fuente: Fiorenza et al., 2011

Los surcos subverticales son surcos grandes donde se pueden identificar algunas facetas de desgaste en la zona interproximal de los dientes (Egocheaga et al., 2004). Han sido un rasgo bastante característico de los neandertales ya que se han encontrado numerosas evidencias. La identificación de estos en la cara oclusal-vertebral ofrece mucha información sobre la dieta de los individuos, ya que la anchura, longitud y profundidad varían dependiendo del diente y la dieta del individuo (Estalrich et al., 2011). Se han observado patrones relacionados con el tipo de diente, ya que los más profundos y anchos normalmente se han encontrado en molares. Además, cabe destacar el avance metodológico que supone el uso del compás oclusal tridimensional, el cual se utiliza para diferenciar las facetas creadas a partir de la atrición o masticar (Fiorenza et al., 2020).

Los procesos post-deposicionales producen ciertos cambios en los surcos dentales. Los primeros estudios realizados sobre evidencias de neandertales contaban con la problemática de los procesos post-mortem en el desgaste dental (Pérez-Pérez et al., 2003; Egocheaga et al., 2004). No obstante, mediante varios análisis experimentales se ha podido demostrar que dichos procesos no producen ningún tipo de estriación ni agujeros en los restos, sino que tienden a borrar el desgaste producido ante-mortem (Figura 21). Al igual que los factores post-mortem, es importante tener en cuenta que factores como la tecnología de estas poblaciones o las técnicas de procesamiento utilizadas, ya que no sólo dependen del tipo de dieta.

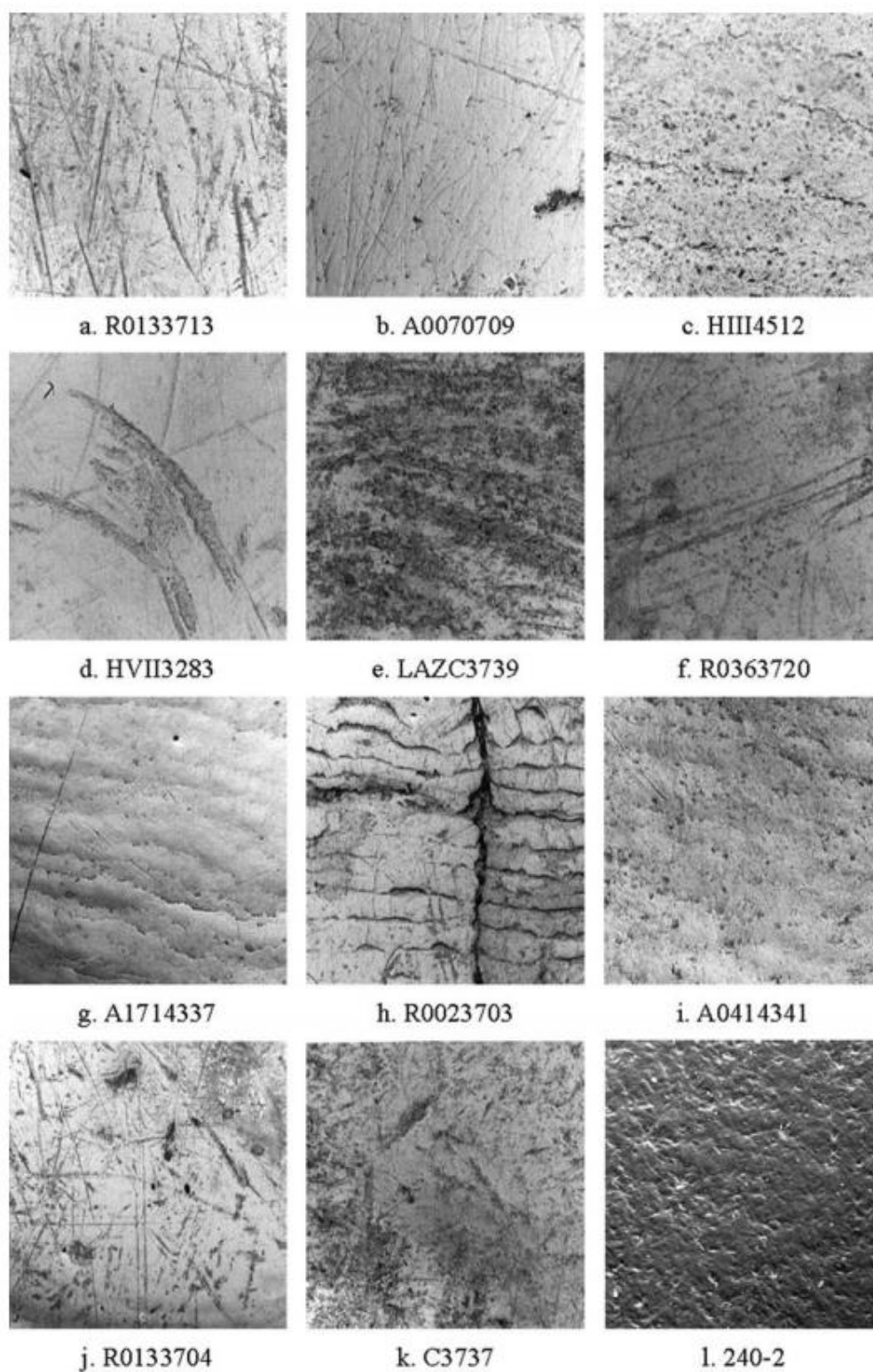


Figura 21. Diferencias entre desgaste dental ante-mortem con poca influencia postdeposicional (a y b) y estrías con influencias post-mortem (c-l). Fuente: Pérez-Pérez et al., 2003.

Asimismo, los primeros estudios realizados utilizaban el microscopio electrónico de barrido (SEM) y programas estadísticos para observar la normalidad de los surcos analizados (Pérez-Pérez et al., 2003). Esto supuso un gran avance ya que anteriormente se realizaban cuantificaciones a través de rejillas (Pinilla Pérez, 2012). No obstante, los nuevos métodos tecnológicos de medición contenían errores asociados, por lo que se desarrolló un análisis que media la rugosidad del esmalte dental mediante el microscopio confocal de barrido (Estalrrich et al., 2017). Esto permitió cuantificar el número de surcos y obtener imágenes en 3D del relieve (Figura 22). Para codificar el patrón de desgaste oclusal de los dientes, se cuantifican moldes digitalizados para su posterior interpretación, dicho método es denominado como “occlusal fingerprint analyses” (OFA). Al mismo tiempo, esto permite realizar réplicas de alta resolución (Kullmer et al., 2009).

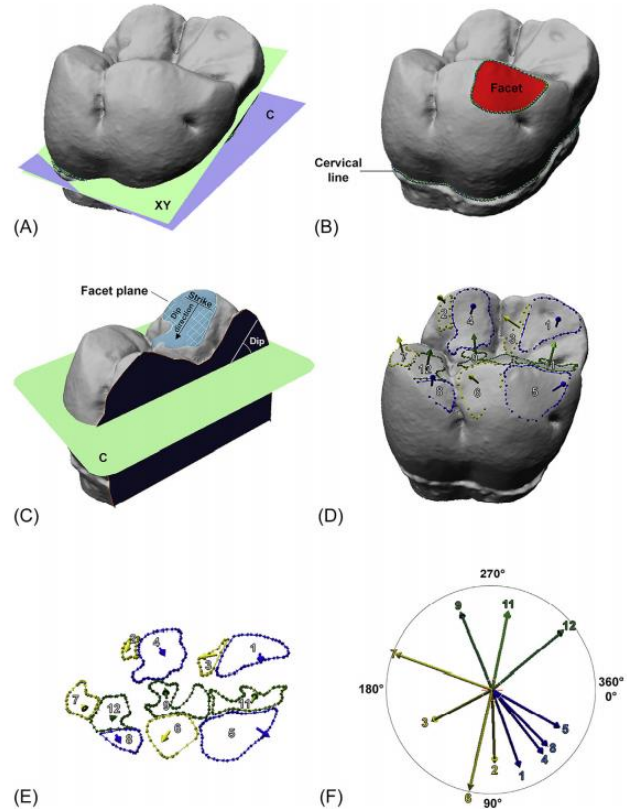


Figura 22. Análisis de la huella oclusal. A: orientación del modelo. b: identificación de las facetas y el área. c: creación de planos de desgaste e inclinación. Fuente: Fiorenza et al., 2020.

El primer estudio de microdesgaste en homínidos del MIS 3 de este siglo se centró en la reconstrucción dietética teniendo en cuenta factores como el clima y los recursos disponibles. Se realizó una comparación entre especies como *Homo antecesor*, *Homo neanderthalensis* y *Homo sapiens* de distintas cronologías desde el Paleolítico Inferior al Superior (Pérez-Pérez et al., 2003). Se observaron diferencias relacionadas con homínidos de periodos climáticos más fríos que otros, ya que se relacionó un clima frío con patrones dietéticos más cárnicos, aunque no se excluye el consumo de ciertas plantas de gran dureza. Asimismo, estudios que tienen en cuenta la variación dietética según la cronología, El Zaatari y Hublin (2014) argumentan que la dieta de los primeros humanos modernos del Paleolítico Superior temprano y los pertenecientes a momentos más tardíos de dicho periodo cultural, obtenían variaciones dietéticas significativas a pesar de tratarse del mismo taxón. Se relacionó una dieta de espectro mucho más ancho en

poblaciones solutrenses y magdalenenses que en las auriñacienses y gravetienses, vinculando estos últimos con un consumo mucho más elevado de proteína de animales terrestres. Ambos estudios concuerdan con un consumo de plantas complementario al el consumo de carne y la variación dietética condicionada por el factor climático, ecológico y cronológico.

Sin embargo, la primera reconstrucción dietética de una especie homínida como la de los neandertales en base al microdesgaste dental teniendo en cuenta los entornos ecológicos, vino de la mano de El Zaatari et al. (2011). Es cierto que el estudio de Pérez-Pérez et al. (2003) tenía en cuenta el clima y los recursos disponibles, pero se realizó desde una perspectiva general, ya que solo tiene en cuenta el cambio climático que supuso la entrada en el MIS 3. Asimismo, este nuevo estudio realizó estudios en poblaciones modernas, identificando patrones vinculados a cada dieta. Se relacionaron los entornos boscosos con una dieta mucho más variada que los neandertales de entornos fríos, ya que los recursos disponibles eran mucho más variados en estos entornos. Otra de las investigaciones relacionadas con poblaciones modernas es el análisis de los individuos de la Cueva El Sidrón por Estalrich et al. (2017), donde se observaron diferencias significativas con los fuginos y similitudes con Khoe-Sán y Chumash, relacionados con dietas mixtas de entornos boscosos.

Otro de los estudios que también realizará comparaciones con poblaciones modernas será por parte de Fiorenza et al. (2011), quien siguiendo el método OFA, propondrá una dieta basada principalmente en proteínas animales por parte de los neandertales. No obstante, cabe destacar que el tamaño de la muestra analizada fue considerablemente reducido, ya que se analizaron cuatro muestras neandertales y cinco pertenecientes al *Homo sapiens*.

Los análisis de microdesgaste dental han ofrecido información valiosa del tipo de alimentación de los homínidos, llegando incluso a conocer la variedad de la dieta de los neandertales y humanos modernos, tanto cronológica, como según el entorno paleoecológico y climatológico. Como ya hemos mencionado anteriormente, los daños portdeposicionales pueden causar interpretaciones erróneas, ya que borra o hace que las estrías y agujeros presentes en el diente no se vean tan pronunciados. Por otro lado, hay que tener en cuenta factores como la tecnología o las técnicas de procesamiento que realizaban estas poblaciones. Asimismo, no es posible realizar estudios de microdesgaste en zonas donde la dentina se localice en la capa

superior del diente, lo cual provoca que muchos de los restos dentales encontrados tengan que ser excluidos.

#### 4.2.2.1.2. *Cálculo dental y estudios genéticos*

Las investigaciones basadas en el sarro o cálculo dental son cada vez más frecuentes en los neandertales del Paleolítico Medio final. Los estudios realizados sobre humanos modernos son escasos, ya que el objetivo principal de la disciplina ha sido demostrar el consumo de vegetales y, por lo tanto, que los neandertales tenían una dieta mucho más variada y similar a los humanos modernos. Es por ello, por lo que la mayoría de los estudios relacionados con los primeros *Homo sapiens* de Europa se han utilizado como muestras comparativas. Además, el número de restos de humanos modernos tempranos es muy escaso en comparación con los conjuntos de neandertales, por lo que muchas veces se tiende a estudiar contextos solutrenses y magdalenenses.

Como Radini et al. (2016) indica, “el cálculo dental es un depósito mineralizado de fosfato de calcio que se adhiere al esmalte dental”. Este se produce por la actividad de bacterias bucales que intensifican su actividad tras recibir energía de los azúcares (Hardy et al., 2012). Dicha placa se calcifica a las dos semanas de formarse, y cesa en el momento en el que el individuo muere (Radini et al., 2016) y puede formarse, tanto en el lado lingual, como el labial. Dentro de dicha placa se han identificado varios elementos como los fitolitos, granos de almidón, bacterias e incluso cualquier resto que contenga material genético. No obstante, a la hora de realizar reconstrucciones paleodietéticas se utilizan con mayor frecuencia los fitolitos y los granos de almidón, ya que es posible reconocer a que especies vegetales pertenecían. “Los fitolitos son cuerpos biogénicos de sílice opalina que se originan en el lumen y en varios tejidos vegetales” (Madella et al., 2002), es decir, se produce una biomineralización de las estructuras de las plantas produciendo distintas formas silíceas en acorde con los tejidos vegetales (Figura 23 y 24). La composición mineral de estos hace que sean muy resistentes, al igual que los granos de almidón.

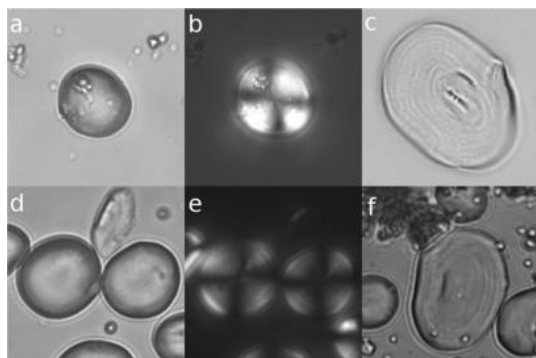


Figura 23. Granos de almidón de *Triticeae* cf. *Hordeum* recuperados del cálculo dental de un individuo de Shanidar III (c, d, e) y granos modernos de almidón *Hordeum* (a, b y f). Fuente: Henry et al., 2010.

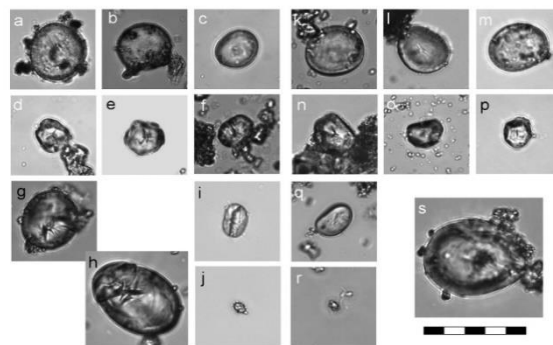


Figura 24. Fitolitos analizados del cálculo dental e industria lítica en diferentes yacimientos de Europa, Asia y África. Fuente: Henry et al., 2014

La proporción de estudios que han utilizado dicha metodología comparada con otras técnicas es notablemente menor. No obstante, hay que tener en cuenta que es una técnica relativamente novedosa y los yacimientos estudiados son numerosos en contraste con el número de estudios, ya que se han analizado individuos de Europa, Asia y África como Shanidar III, Spy I y II (Henry et al., 2011), La Quina, Chapelle aux Saints (Hardy et al., 2014), Goyet, Arcy sur Cure, Cro-Magnon, El Sidrón (Hardy et al., 2014; Radini et al., 2016; Weyrich et al., 2017), Vindija, Grotta Guatari, Grotta Fossellone, Sima de las Palomas (Power et al., 2018), Grotta Beuil, Klasies River, Predmosti, Kalamakia (Power et al., 2018).

La metodología empleada en dichos estudios se basa en la identificación de los restos a través de colecciones de referencia (Henry et al., 2011) y/o códigos de nomenclatura internacionales (Power et al., 2018). En muchas ocasiones, no es posible identificar las morfologías de almidones, por lo que cuando se identifican dos morfologías distintas se tratan como un solo tipo. En el caso de los fitolitos, la morfología de estos es mucho más conocida y se encuentra clasificados en los códigos internacionales como hemos dicho anteriormente. Asimismo, se utilizan microscopios de más de 400 aumentos para reconocer las estructuras mineralizadas. Por otro lado, se intenta identificar patrones de procesamiento como la cocción en las estructuras analizadas, ya que la morfología de estos cambia (Henry et al., 2010).

Por otro lado, también es posible analizar material genético a partir del cálculo dental. Ejemplo de ello es el estudio de Weyrich et al. (2015), donde se analizaron las secuencias de ADN de cinco individuos neandertales, reflejando el comportamiento y la salud de los homínidos. Cabe destacar que también se analizaron muestras de chimpancés y humanos modernos para la comparación (Figura 25). La obtención del material genético se obtuvo a partir de la reacción de cadenas de polimerasa (PCR) y teniendo en cuenta el factor contaminante por el que está condicionado el método. Asimismo, se realizaron comparaciones con galerías de información genética de distintos taxones, procediendo así a la identificación de los restos y bacterias, vinculándolas con distintas patologías. En el caso de los restos de alimento encontrados se identificaron hongos, piñones, musgo de bosque y hongos patógenos de plantas.

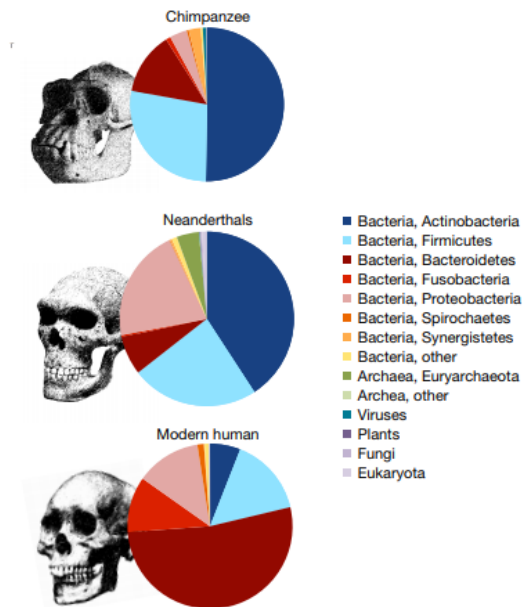


Figura 25. Microbiota oral de neandertales, humanos modernos y chimpances. Fuente: Weyrich et al., 2017

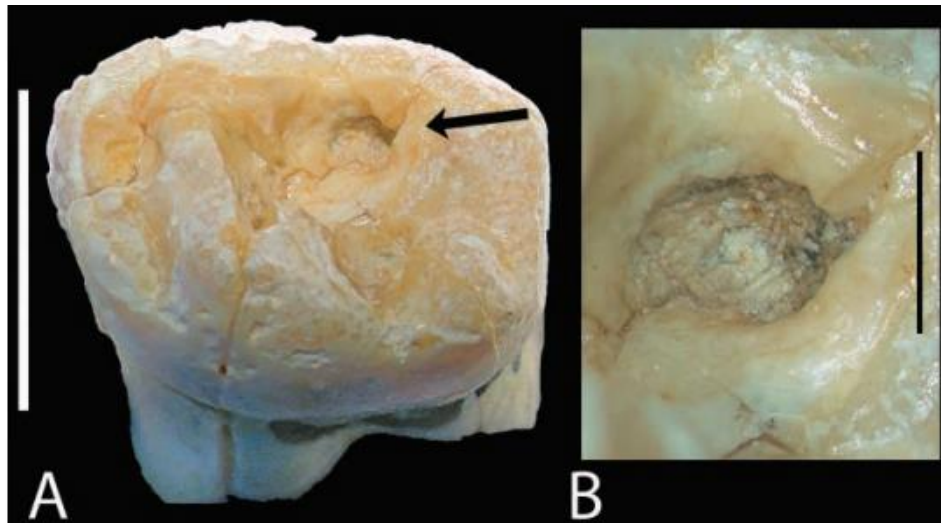
El cálculo dental ha servido para demostrar el consumo de vegetales de los homínidos del final Paleolítico Medio y principios del Paleolítico Superior. Se han identificado restos vegetales tanto comestibles como no comestibles en las muestras analizadas. Los restos comestibles, han sido identificados como alimento; los no comestibles se han relacionado con el uso de la boca como tercera herramienta como con restos de madera conífera (Radini et al., 2016).

#### 4.2.2.1.3. Otras patologías dentales

Se han identificado enfermedades o anomalías derivadas de la dieta en los homínidos del Paleolítico Medio final y principios del Superior. Los más significativos han sido la caries dental y las hipoplasias, ya que nos muestran signos de estrés nutricional durante la vida y, sobre todo, el desarrollo del individuo. No obstante, cabe destacar que la presencia de éstas es mucho menor que en poblaciones prehistóricas más recientes, por lo que no se cuenta con un



gran número de restos dentales. La caries “es una compleja interacción de la dieta, saliva, la formación de placa y bacterias bucales. Estas, producen ácido láctico a través de la fermentación de carbohidratos” (Pinilla, 2012). Los ejemplos de caries pertenecientes al MIS 3 son muy escasos, entre ellos tenemos el ejemplo de Sima de las Palomas (Figura 26), Banyoles I, Kebara y Aubesier. (Walker et al., 2011).



*Figura 26. Visión oclusal de la lesión en el molar 27 de un neandertal de la Sima de las Palomas. Fuente: Walker et al., 2011.*

Las evidencias de hipoplasia dental son mayores que las de caries, aunque estas siguen siendo pocas en comparación con otros periodos. Dicha patología se origina por la interrupción de ameloblastos cuando el diente está en periodos de formación (Fiorenza et al., 2015). Esto produce pequeñas líneas generalmente en la zona oclusal-vertebral del diente. Uno de los primeros estudios que identificaron dichas patologías fue de la mano de Ogilvie et al. (1989), con el análisis de hipoplasia en el esmalte dental en grupos del Cercano Oriente y Europa. La mayoría de los estudios realizados pertenecen a Chiiteauneuf-sur-Charente, Combe Grenal, La Ferrassie, Kebara, Arensburg, Duday, Krapina, Marillac o Les Pradelles, Moutgander, La Quina, Saccopastore, Shanidar, Shovakh y Vindija. Asimismo, además de la identificación de estas patologías por Ogilvie et al., en el año 1997 Hutchinson identificó hipocalcificación en muchos de los restos, este último relacionado también con el estrés nutricional (Fiorenza et al., 2015).



Las patologías mencionadas son indicadores de carencias nutricionales, no obstante, no nos proporciona información de la dieta de los homínidos. Estas pueden servirnos de gran utilidad para poder comprender datos e interpretaciones derivadas de disponibilidad de recursos y paleoclima, como también de la capacidad de caza.

#### 4.2.2.2. *Biomarcadores fecales.*

El estudio de biomarcadores fecales en el sedimento del yacimiento al aire libre de El Salt, en España, ha aumentado la lista de metodologías centradas en la reconstrucción dietética de los animales y homínidos. Mediante la medición de niveles de compuestos orgánicos como los esteroides y estanoles, ha sido posible identificar la ingesta de alimentos procedentes de animales y vegetales.

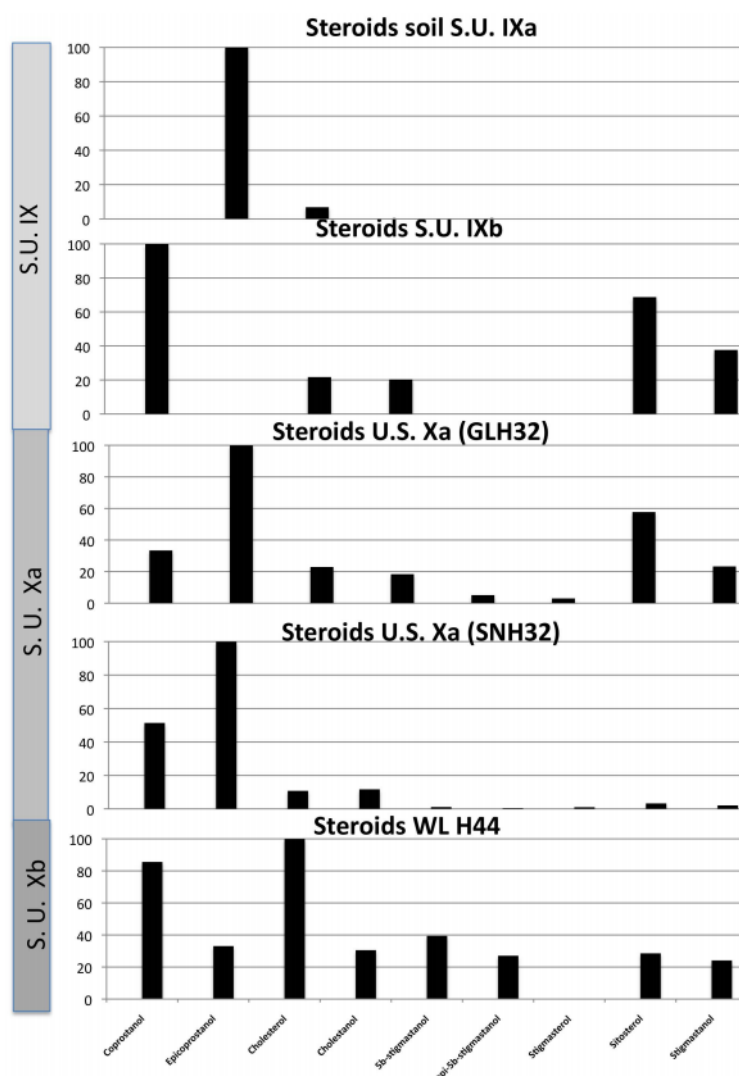


Figura 27. Histogramas de fracciones de esteroides en El Salt. Fuente: Sistiaga et al., 2014.

La medición de dichos componentes se realizó a través de la detección sensible y selectiva, mientras se realizó la monitorización de reacciones múltiples (MRM). Dicha técnica se realizó en un espectrómetro de masas, el cual mide las reacciones que se dan de los componentes. Se ha podido visualizar la presencia de 5b-estanol o colestanol, lo cual indica la presencia de biomarcadores fecales en las muestras analizadas. Analizando la presencia de esteroides, podemos observar la representación de ingesta vegetal, ya que los humanos no son capaces de sintetizarlo a partir de la acción microbiana intestinal. La conversión del colesterol se realiza a través de la actividad microbiana, es decir, se degrada dicho compuesto creando el colestanol. Al igual que en el caso anterior, la ingesta de carne es representada a través de la conversión de dicho componente al coproestanol, el cual se han identificado niveles altos (Figura 27).

Es por ello, que dicho estudio ha corroborado la ingesta de plantas y de carne en los neandertales de El Salt, ya que específicamente se han encontrado niveles de coproestanol y 5b-estigmaestanol (Sistiaga et al., 2014).

#### 4.2.2.3. *Arqueobotánica: antracología, palinología, traceología y carpología*

La arqueobotánica se refiere a la disciplina que analiza los restos vegetales como semillas, hojas, madera, carbón, fitolitos, esporas y polen (Figura. 28), relacionándolos con poblaciones humanas como también con el paleoambiente existente (Badal et al., 2003). Al tratarse de una disciplina que analiza distintos restos, son varios los campos científicos que conforman la arqueobotánica, ejemplo de ello son la

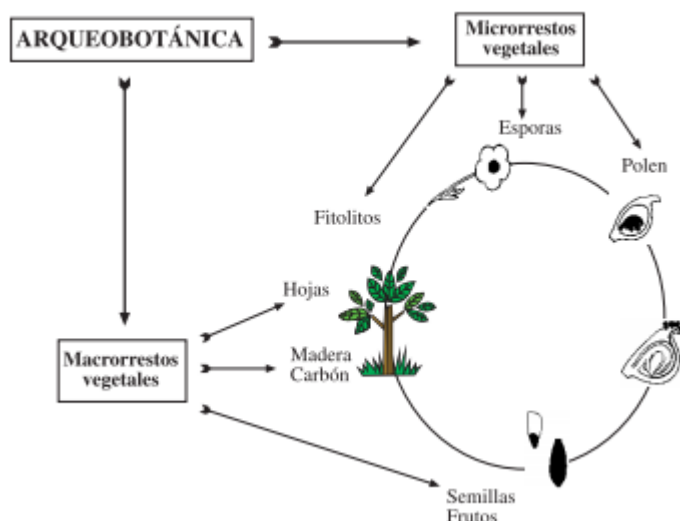


Figura 28. Materiales analizados en arqueobotánica. Fuente: Badal et al., 2003.

antracología, carpología y la palinología ([www.ucm.es/arqueoanalisis/arqueobotanica](http://www.ucm.es/arqueoanalisis/arqueobotanica)). No obstante, cabe destacar campo con gran actividad en las últimas décadas: la traceología. Esta se encarga del estudio de las huellas que se generan en las herramientas durante su uso (Martin,

2008). Suele ayudarse de la arqueología experimental para abordar los análisis funcionales de manera exitosa (Longo et al., 2021). Dicha disciplina ha sido importante en la investigación de la relación entre los homínidos y los vegetales, ya que se han podido hallar restos o marcas relacionadas (Hardy et al., 2008).

Las reconstrucciones paleodietéticas de los últimos neandertales y primeros humanos modernos con metodología arqueobotánica es bastante escasa, ya que cuenta con una larga lista de limitaciones. Por un lado, al tratarse del análisis de restos orgánicos, la conservación de estos es mucho menor que la de cualquier otro resto. Asimismo, existe una problemática metodológica dentro de la arqueología, ya que muchas veces se tiende a dejar de lado restos con estas características dando por hecho su escasa conservación, es por ello por lo que en muchas ocasiones no se realiza un esfuerzo notable por encontrarlos. Cabe destacar que existen condiciones óptimas en las que se han conservado dichos restos, por lo que no es imposible no encontrarlos. Por otro lado, la identificación de las evidencias vegetales se ha centrado tradicionalmente en la morfología externa general, lo cual dificulta la identificación de algunos restos como tubérculos o rizomas (Zapata, 2007). Además, cabe mencionar que en muchas ocasiones los tejidos vegetales pueden confundirse con fragmentos indeterminados de carbón.

No obstante, como ya hemos mencionado anteriormente, existen contextos en los que las condiciones óptimas para la conservación han permitido el hallazgo de evidencias vegetales. Los yacimientos con una gran abundancia de estos restos se han encontrado fuera de Europa, en los yacimientos de Kebara y Amud en Israel. En la primera se recuperaron a través de la flotación 4205 semillas y frutos carbonatados, de los cuales 3956 semillas fueron identificadas, indicando un patrón de comportamiento humano con la búsqueda de alimentos de amplio espectro ya establecido desde el Paleolítico Medio (Lev et al., 2005). En la cueva de Amud, se realizaron análisis de fitolitos encontrados en el sedimento, a través de 29 muestras del yacimiento y dos muestras actuales para proceder a la comparación. Al igual que en el caso de Kebara, se pudo concluir el consumo de ciertas plantas por parte de las poblaciones ocupacionales (Madella et al., 2002), especialmente la explotación de panículas de hierba madura.

En cuanto al registro europeo, contamos con muy pocas evidencias en comparación con las investigaciones basadas en análisis de isótopos o metodología tafonómica. La mayoría se han centrado en el cálculo dental. No obstante, existen estudios que niegan el consumo directo de dichos restos basándose en estudios etnográficos como Buck y Stringer (2014) para explicar la presencia de fitolitos en el sarro dental utilizan una versión diferente, ya que a través del estudio de una amplia variedad de grupos culturales han observado la ingesta de quimo de animales, el contenido del estómago, adquieren los nutrientes pertenecientes a las plantas sin tener que ingerir estas.

Esta perspectiva se ha podido contrastar a través del hallazgo de macro y microrestos vegetales que evidencian el procesamiento de plantas como también la existencia de fitolitos, restos de semillas carbonizadas, polen o esporas entre otras. Un total de ocho yacimientos han sido registrados con dichas evidencias en Europa, principalmente en Francia y en la Península Ibérica (Figura 29).

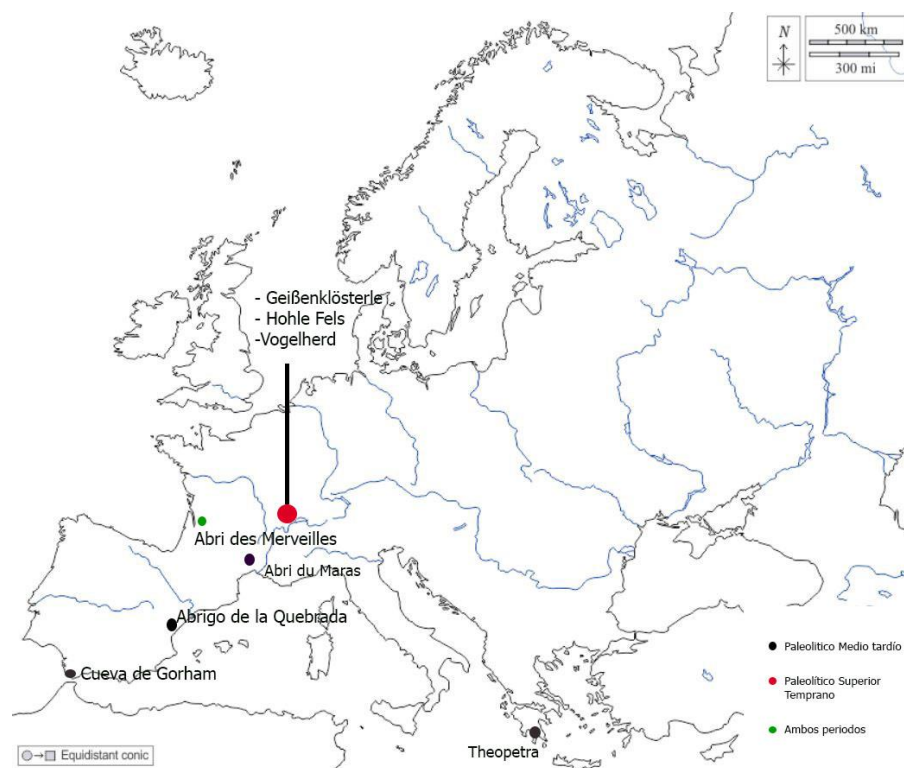


Figura 29. Yacimientos europeos con evidencias arqueobotánicas.

Una de las investigaciones que más cantidad de evidencias vegetales ha analizado ha sido el de Henry et al. (2014), ya que a través del análisis de fitolitos procedentes del cálculo dental como también de análisis traceológicos analizó más de 25 yacimientos con poblaciones únicamente neandertales, con neandertales y *Homo sapiens* y *Homo sapiens* únicamente. A través del estudio se logró concluir cierto uso de granos de almidón posiblemente procedente del consumo. Asimismo, se han utilizado restos de polimorfos no polínicos (esporas de hongos, fito y zooplancton) y restos polínicos hallados en las herramientas líticas de la población de Abri du Maras en Francia (Miras et al., 2020). Cabe mencionar que los hongos fueron estudiados para contemplar la presencia de otras plantas y conocer así si estas formaron parte de la dieta de los homínidos. No obstante, no existen estudios relacionados con el papel del reino fungi en la dieta de los homínidos. Según O'Regan et al. (2016), las setas son proteicas, bajas en grasa y ergosterol (equivalente al colesterol), y contienen nutrientes dietéticos útiles, como azufre". Sin embargo, al igual que en el caso de los restos vegetales, la conservación de estos es bastante baja, por lo que raramente se encuentran en los yacimientos.



Figura 30. Piedra de moler encontrada en contextos Aurínienses de Surein I. Fuente Longo et al., 2021



Figura 31. Réplica experimental del yacimiento Surein I (Crimea). Fuente: Longo et al., 2021.

Ante la limitación que supone la conservación de restos vegetales, se utilizan metodologías que evidencien un uso de restos de plantas. Ejemplo de ello tenemos la investigación realizada en Surein I, Crimea, por Longo et al. (2021). Dicho estudio se centra en el análisis de las modificaciones superficiales antrópicas de una piedra de moler causada por el procesamiento de restos vegetales. Se han combinado técnicas como el análisis de huellas de uso de las herramientas, el análisis funcional a través de un protocolo experimental basado en una réplica y la etnografía (Figura 30 y 31). Con ello, pudo demostrarse que los humanos modernos auriñacienses de Surein I procesaban alimentos ricos en almidón probablemente para posterior consumo.

A pesar de tener una cantidad considerablemente baja de estudios arqueobotánicos en el continente, el registro europeo ha servido para dar respuestas contundentes a la hora de contemplar los vegetales como parte de la dieta de los homínidos del Paleolítico. Es necesario realizar una búsqueda seria y planificada de dichos restos a la hora de realizar excavaciones, ya que en muchas ocasiones no se pueden observar a simple vista.

## **5. ANÁLISIS DEL IMPACTO EN LA COMUNIDAD CIENTÍFICA A TRAVÉS DE SCOPUS**

Scopus es uno de los recursos más utilizado por los autores actualmente como base de datos de consulta de estudios científicos de cualquier tema. Dicha plataforma nos ofrece una visión del estado de investigación mundial en muchas disciplinas científicas: medicina, artes y humanidades, ciencias sociales, tecnología, etc. Con ello, pueden realizarse análisis a través de búsquedas bastante concretas. Es por ello por lo que es una buena herramienta para conocer el estado y evolución de las publicaciones relacionadas con ciertos temas. En nuestro caso, hemos realizado un rastreo de los estudios de la paleodieta de los neandertales y humanos modernos en base a la metodología utilizada, concretamente nos hemos basado en tres métodos: isótopos estables, desgaste dental y arqueozoología y tafonomía.

Al examinar las distintas metodologías hemos encontrado bastantes similitudes independientemente del número de publicaciones totales, ya que los estudios arqueozoológicos son mucho más numerosos que el resto, puesto que las otras metodologías son más recientes.

Sin embargo, todos han sufrido un aumento en el total de las publicaciones, que comienza especialmente a partir del 2005-2007.

Los estudios relacionados con los isótopos estables obtienen unos datos que muestran un aumento más exponencial que el resto (Figura 32). El máximo de publicaciones anuales es de 60 en el año 2019, cifra que no se ha superado. Por otro lado, el territorio que cuenta con más estudios realizados es España seguida de Francia y Alemania (Figura 33). Esto no quiere decir que los autores pertenezcan a estos territorios, sino que una gran parte de los estudios isotópicos pertenecen a yacimientos situados en estos.

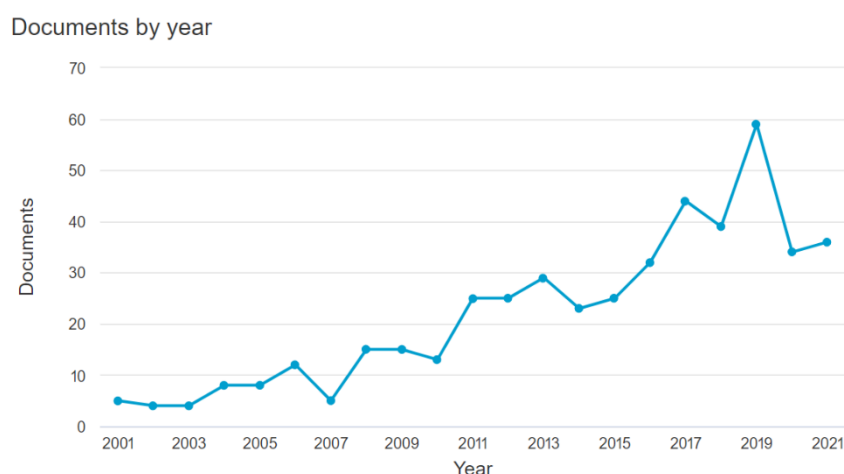


Figura 32. Publicaciones basadas en isótopos estables desde 1983 hasta el 2021.

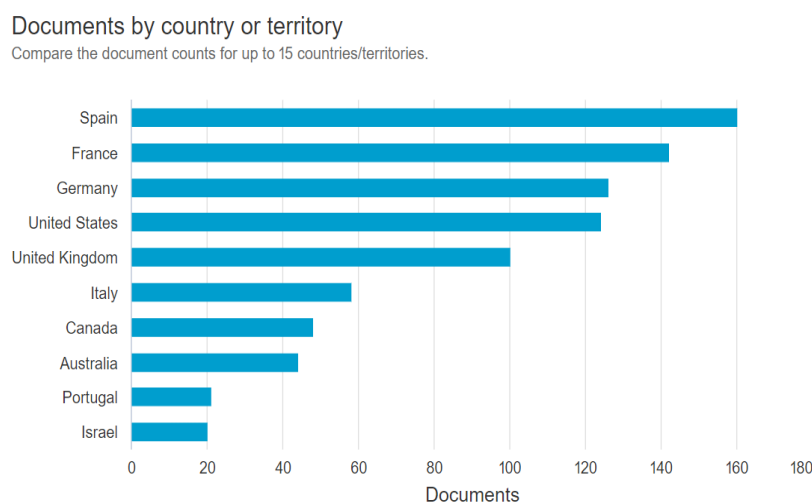


Figura 33. Documentos de isótopos estables por país o territorio.

En el caso de las publicaciones pertenecientes al desgaste dental, se ha podido observar una subida total durante las últimas décadas. Al contrario que en el caso de las publicaciones basadas en isótopos estables, los documentos de desgaste dental no han sufrido una subida anual creciente. Aun así, puede observarse una subida general muy marcada desde 2008 hasta el 2020. Por otro lado, se ha podido observar que la mayoría de las publicaciones, al igual que en el caso anterior, proviene de España seguido de Francia y Alemania.

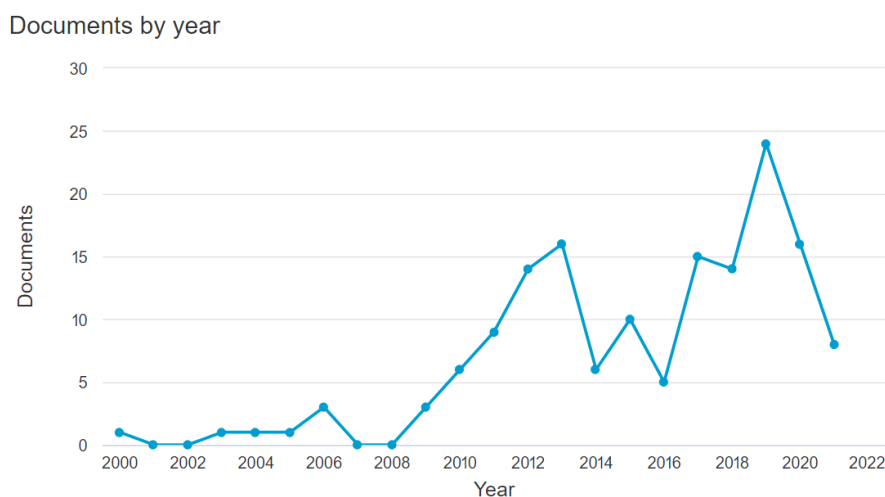


Figura 34. Publicaciones basadas en desgaste dental desde 1996 hasta el 2021.

### Documents by country or territory

Compare the document counts for up to 15 countries/territories.

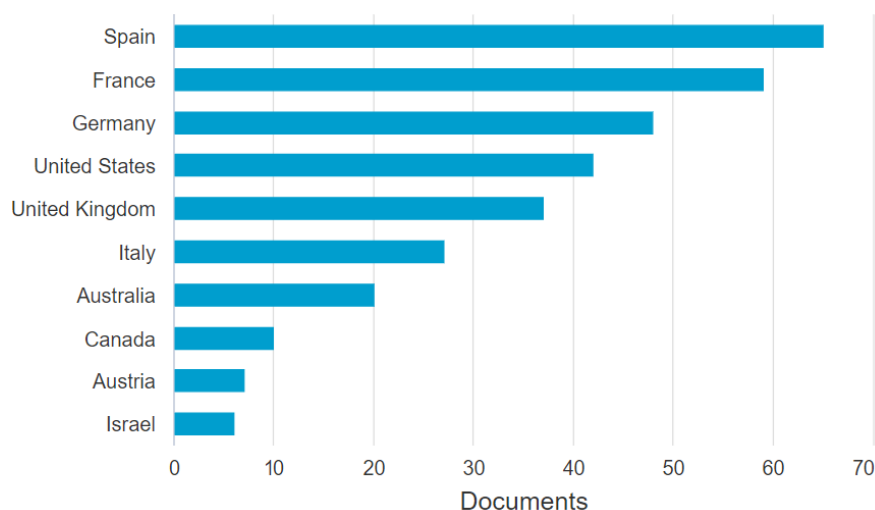


Figura 35. Publicaciones relacionadas con el desgaste dental por país o territorio.



Por último, los estudios relacionados con la arqueozoología y tafonomía han sufrido un aumento similar al de las publicaciones relacionadas con el desgaste dental (Figura 35). Asimismo, el número de publicaciones realizadas en España contrasta notablemente con las realizadas en otros países. Seguido de España tenemos a Francia, Estados Unidos e Inglaterra, quedando Alemania en quinto puesto por encima de Italia (Figura 36).

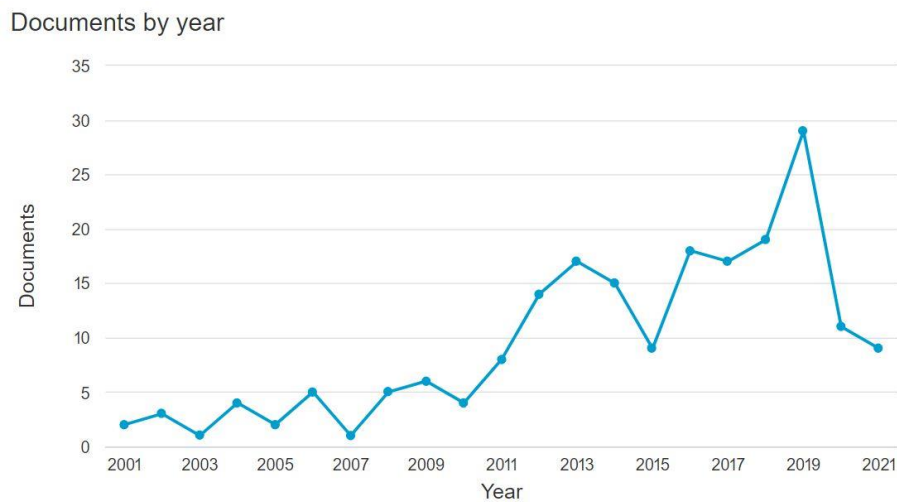


Figura 36. Publicaciones basadas en estudios arqueozoológicos y tafonómicos desde 2001 hasta el 2021

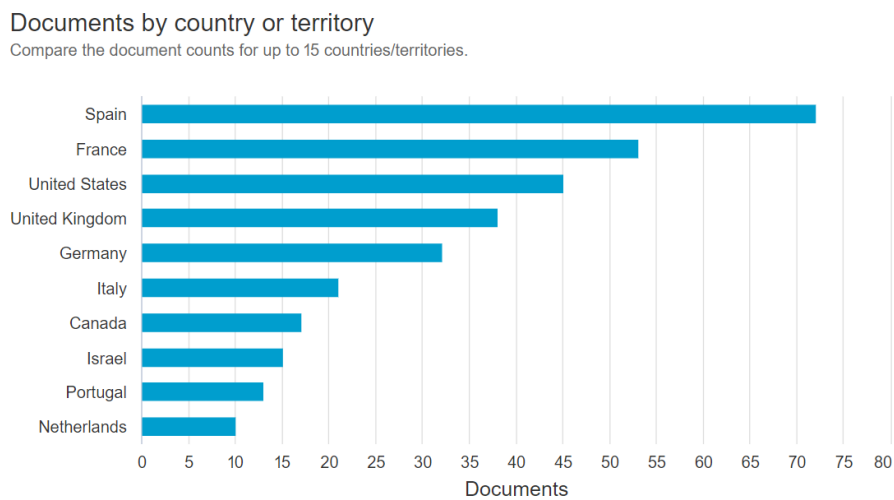


Figura 37. Publicaciones basadas que arqueozoología y tafonomía por país o territorio.

Existe una creciente tendencia de estudios de la paleodieta de los neandertales y humanos modernos. Debido al aumento considerable de nuevas tecnologías la aplicación de estas ha demostrado ser un éxito a pesar de los vacíos identificados en apartados anteriores. Asimismo, el país con mayor número de estudios realizados ha sido España, seguido en numerosas ocasiones por Francia y Alemania. El estudio de dicha temática es muy común en

el continente europeo, ya que, excluyendo a Estados Unidos, el mayor número se ha identificado en dicha área geográfica.

## 6. CONCLUSIONES

La recopilación de estudios realizada en este trabajo nos ha permitido conocer que, desde la introducción de nuevas metodologías a finales del siglo XIX, el auge de estudios de la paleodieta de los neandertales y humanos modernos del MIS 3 es indudable. No obstante, existe un contraste muy marcado entre los estudios relacionados con ambas especies, ya que el número de publicaciones de la paleodieta de los neandertales es mucho mayor. Esto puede deberse a diversos factores. Por un lado, los yacimientos con contextos auriñacienses y con industrias de transición, son mucho menos que los relacionados con el musteriense final. Asimismo, en muchas ocasiones se encuentran las industrias asociadas a estas especies sin ningún resto humano, por lo que esto imposibilita la aplicación de ciertas metodologías como la de isótopos estables. A esto hay que sumarle que, al no hallar restos humanos, no se le puede atribuir dicha industria a la especie con certeza, especialmente en el caso de algunas industrias de transición como es el caso del Uluciense en la zona de italiana. Por otro lado, los tópicos relacionados con las incapacidades de los neandertales han causado que se investigue más a fondo, ya que, en muchas ocasiones, especialmente en la primera mitad del siglo XX, se ha intentado demostrar que cognitivamente eran muy diferentes de los *Homo sapiens*. Todo ello ha causado que desde un principio no se cuestionasen las capacidades de estos, describiendo una dieta de espectro mucho más amplio que la de los neandertales. Con esto último cabe mencionar que en las últimas décadas se ha creado un efecto inverso, ya que al encontrar evidencias contrarias a lo que se pensaba sobre los neandertales se ha impulsado la investigación de temas relacionados con la especie.

A pesar del contraste señalado anteriormente, cabe mencionar que gran parte de los estudios provienen de yacimientos europeos, especialmente de la parte occidental del continente. Puede que esto se deba a un sesgo bastante marcado en el número de investigadores e instituciones presentes en países europeos en comparación con la parte eurasiática. Sin embargo, muchos de los restos encontrados en este último, contienen restos con un buen estado de conservación como es el caso de Kebara y Amud en Israel.

A partir del conocimiento de distintas metodologías y disciplinas implicadas en reconstruir la paleodieta de ambas especies humanas del MIS 3, se ha podido observar que la aplicación de ciertos métodos depende de la tipología de restos hallados en el contexto arqueológico. Es por ello, que es de suma importancia realizar una buena planificación del procedimiento que se vaya a realizar a la hora de excavar un yacimiento. Con ello, hay que tener en cuenta que pueden encontrarse restos que usualmente no se encuentran por la mala conservación, como es el caso de los restos botánicos. Debido a que el hallazgo de estos restos no es usual en sociedades pre-agrarias, no se suelen seguir procedimientos enfocados exclusivamente a la recuperación de los restos, y en el caso de que se hagan, muchas veces se realizan una vez terminada la excavación, como es el caso de la flotación. Para poder recuperarlos es necesario llevar un sistema de recuperación adecuado, con especialistas (Zapata, 2007). En el caso de la aplicación de metodologías nuevas como los biomarcadores fecales, es importante la planificación en la recogida para su posterior análisis del sedimento excavado.

Por otro lado, el conocimiento básico que requieren otras ciencias es crucial a la hora de analizar un contexto arqueológico. La Arqueología es una disciplina que requiere de otros campos científicos, permitiendo la aplicación de algunas metodologías procedentes de otras ciencias. Es por ello, por lo que un buen conocimiento básico de, por ejemplo, botánica, antropología forense, arqueozoología o geología puede ayudar a la recuperación e identificación preliminar de los restos encontrados.

En cuanto a metodologías llevadas a cabo en el trabajo de laboratorio, las reconstrucciones de paleodieta analizadas, en muchas ocasiones, hacen uso de un método específico. Es decir, gran parte de los estudios se basan en una de las metodologías explicadas para determinar la dieta de los homínidos. Esto en muchas ocasiones provoca que no se realice un análisis completo de las estrategias de subsistencia que se llevaban a cabo por los humanos, ya que cada método tiene sus limitaciones. Es por ello por lo que es importante complementar y contrastar la información con distintas metodologías sobre el mismo contexto arqueológico. No obstante, en muchas ocasiones esto no es posible por la falta de restos arqueológicos, ya que para poder aplicarlos son necesarios algunas partes anatómicas específicas, existen modificaciones post-deposicionales o los restos no se han conservado por la atrición.

Los datos obtenidos de metodologías como la arqueozoología y los isotopos estables, en la gran mayoría de los estudios analizados, tienden a interpretarse como consumo exclusivo de mamíferos debido a las bases de los propios métodos. El estado de conservación diferencial de los restos es uno de los sesgos más destacables en el primer método, ya que se encuentran mamíferos de talla media-grande en la mayoría de los contextos arqueológicos. Asimismo, los valores de nitrógeno elevados en el análisis de isótopos estables también se han interpretado durante la primera década del siglo XX como un consumo elevado de carne, sin tener en cuenta alimentos con valores bajos en dicho elemento. A esto hay que sumarle una insuficiencia general de conjuntos faunísticos asociados a los restos humanos encontrados.

Las metodologías que han adquirido una perspectiva ecológica nutricional desde un principio también cuentan con diversos vacíos y limitaciones. En el caso del desgaste dental, los daños post-deposicionales pueden llegar a generar errores a la hora de realizar interpretaciones. Además, la presencia de un desgaste muy avanzado puede generar problemas, ya que en zonas donde la dentina se localiza no es posible localizar patrones de desgaste. El estudio de otras patologías, sin embargo, no nos proporciona información de la dieta y no son muy comunes en las cronologías que no encontramos, por lo que no pueden utilizarse a menudo. No obstante, estas nos pueden servir como marcadores de carencias nutricionales. Las metodologías ligadas a la arqueobotánica, al igual que en el caso de la arqueozoología, cuentan con limitaciones de conservación. Los restos vegetales tienden a degradarse en un periodo cronológico corto, por lo que solo suelen encontrarse en contextos con condiciones considerablemente óptimas para su conservación.

Es por ello por lo que es necesario remarcar la importancia de nuevos estudios multidisciplinares a la hora de estudiar la paleodieta de los últimos homínidos del MIS 3. Además, la introducción de nuevas metodologías como los biomarcadores fecales o la aplicación de métodos utilizados con otros fines en el campo de la arqueología, como es el caso del análisis de huellas de uso en las herramientas, puede proporcionar futuras informaciones que hasta el momento se desconozca. Por lo que es necesario una aplicación relativamente variada con la cooperación de distintas disciplinas en los estudios.

Para dar a conocer la aplicación de los métodos y tendencias de las reconstrucciones de la paleodieta de los neandertales y primeros humanos modernos, se ha realizado un catálogo de acceso libre en internet. Esto permite que muchas de las investigaciones que no llegan a un gran número de usuarios, sean difundidas de una forma sencilla y sin ningún coste económico.

Con todo ello, se puede concluir que el uso de metodologías procedentes de diversas disciplinas ha incrementado la información de los últimos neandertales y primeros humanos modernos, demostrando que la dieta de los primeros era mucho más compleja y diversa de lo que se creía. A su vez, se han elaborado distintas teorías basadas en dos perspectivas diferentes e igualmente válidas en la actualidad: teoría del Forrajeo Óptimo y la Ecología nutricional. Con ello, se han podido excluir teorías como la de carroñeo por parte de los neandertales o una dieta exclusiva de mamíferos de talla media-grande. Hoy en día, la gran mayoría de las investigaciones abogan por una dieta similar entre ambas especies, recalcando que los humanos modernos tenían una dieta mucho más amplia en periodos más avanzados del Paleolítico Superior. Asimismo, es importante tener en cuenta el factor cronológico y espacial de los estudios realizados, ya que dependiendo del clima y recursos disponibles la dieta de los homínidos fue variando. La introducción de estudios de carácter multidisciplinar, al igual que la estandarización de uso de las nuevas metodologías, permitirán conocer mucho más a fondo la paleodieta de estos homínidos.

## 7. ÍNDICE DE FIGURAS

**Figura 1.** Criterios de búsqueda creados en la base de datos.

**Figura 2.** Señalización (en rojo) del DOI de un artículo en la página web de ScienceDirect.

**Figura 3.** Página inicial de la web con la presentación del proyecto y sus objetivos.

**Figura 4.** Catálogo de la página web.

**Figura 5.** Presentación de las personas que han realizado el trabajo.

**Figura 6.** Resultados de la búsqueda a través de Scopus.

**Figura 7.** Comparación de las oscilaciones y eventos del Paleolítico Medio y Superior a través de análisis palinológicos de cuevas. Fuente: Zapata, 2007.

**Figura 8.** Oscilaciones frío/cálido a partir de los valores medios obtenidos a partir de NGRIP, GRIP Y GISP2. Fuente: Rasmussen et al., 2014.

**Figura 9.** Localización de las diferentes muestras de hielo y sedimentos para la reconstrucción paleoclimática. Fuente: Long y Stoy, 2013.

**Figura 10.** Reconstrucción de la vegetación en Europa entre el 39.000 y 36.000. Fuentes: Hardy, 2010.

**Figura 11.** Cambios en la vegetación durante el MIS 3 en la Península italiana. Fuente: Baldino et al., 2020.

**Figura 12.** Yacimientos en los que se ha analizado el genoma de los restos humanos en periodos de contacto (50-40 ka cal BP). Fuente: Lalueza-Fox, 2021.

**Figura 13.** Desarrollo demográfico de los neandertales (rojo) y los humanos modernos (verde). Fuente: Timmerlaman, 2020.

**Figura 14.** Distribución de los neandertales y localización de yacimientos donde se ha detectado ADN neandertal en el genoma de los humanos modernos. Fuente: Hajdinjak et al., 2021.

**Figura 15.** Niveles de subsistencia según Braidwood.

**Figura 16.** Localización de las marcas de corte encontradas (A) y representación de los elementos anatómicos con marcas antrópicas (BC-D) en el nivel O de Abric Romaní. Fuente: Gabucio, 2017.

**Figura 17.** Ciclo metabólico de fijación del carbono de plantas C3. Fuente: Benavides, 2003.

**Figura 18.** Ciclo metabólico de fijación del carbono en plantas C4. Fuente: Benavides, 2003.

**Figura 19.** Esquema de las variaciones de valores de isótopos según la posición en la red trófica y factores ambientales. Fuente: Bocherens, 2009.

**Figura 20.** Niveles de microdesgaste en la zona oclusal. Dentina marcada en color rojo. Fuente: Fiorenza et al., 2011.

**Figura 21.** Diferencias entre desgaste dental ante-mortem con poca influencia postdeposicional (a y b) y estrías con influencias post-mortem (c y l). Fuente: Pérez-Pérez et al., 2003.

**Figura 22.** Análisis de la huella oclusal. A: orientación del modelo. b: identificación de las facetas y el área. c: creación de planos de desgaste e inclinación. Fuente: Fiorenza et al., 2020.

**Figura 23.** Granos de almidón de Triticeae cf. *Hordeum* recuperados del cálculo dental de un individuo de Shanidar III (c, d, e) y granos modernos de almidón *Hordeum* (a, b y f). Fuente: Henry et al., 2010.

**Figura 24.** Fitolitos analizados del cálculo dental e industria lítica en diferentes yacimientos de Europa, Asia y África. Fuente: Henry et al., 2014.

**Figura 25.** Microbiota oral de neandertales, humanos modernos y chimpances. Fuente: Weyrich et al., 2017.

**Figura 26.** Visión oclusal de la lesión en el molar 27 de un neandertal d la Sima de las Palomas. Fuente: Walker et al., 2011.

**Figura 27.** Histogramas de fracciones de esteroides en El Salt. Fuente: Sistiaga et al., 2014.

**Figura 28.** Materiales analizados en arqueobotánica. Fuente: Badal et al., 2003.

**Figura 29.** Yacimientos europeos con evidencias arqueobotánicas.

**Figura 30.** Piedra de moler encontrada en contextos Auriñacienses de Surein I. Fuente Longo et al., 2021.

**Figura 31.** Réplica experimental del yacimiento Surein I (Crimea). Fuente: Longo et al., 2021.

**Figura 32.** Publicaciones basadas en isotopos estables desde 1983 hasta el 2021.

**Figura 33.** Documentos de isotopos estables por país o territorio.

**Figura 34.** Publicaciones basadas en desgaste dental desde 1996 hasta el 2021.

**Figura 35.** Publicaciones relacionadas con el desgaste dental por país o territorio.

**Figura 36.** Publicaciones basadas en estudios arqueozoológicos y tafonómicos desde 2001 hasta el 2021.

**Figura 37.** Publicaciones basadas que arqueozoología y tafonomía por país o territorio.



## 8. BIBLIOGRAFÍA

Andersen, K. K. et al., (2006), “The Greenland Ice Core Chronology 2005, 15–42 ka. Part 1: constructing the time scale”, *Quaternary Science Reviews*, 25 (23-24), pp. 3246-3257.

Andel T.H., Tzedakis, P. C., (1996), “Palaeolithic Landscapes of Europe and Environs, 150.000-25.000 years ago: an overview”, *Quaternary Science Reviews*, Vol. 15 (5-6), pp. 481-500.

Arrizabalaga, Á. R. (2009). “La transición del Paleolítico medio al superior. El Neandertal”, *Arqueoweb*, 16.

Badal, E. et al., (2003), “La arqueobotánica en cuevas y abrigos: objetivos y métodos de muestreo”, In *La recogida de muestras en arqueobotánica: objetivos y propuestas metodológicas*, Barcelona, pp. 19-29.

Baldino, F. et al., (2020), “An overview of Alpine and Mediterranean palaeogeography, terrestrial ecosystems and climate history during MIS 3 with focus on the Middle to Upper Palaeolithic transition”, *Quaternary International*, 551, pp. 7-28.

Benavides, A., (2003), Fotosíntesis: Diferencias en las vías metabólicas C3, C4 y CAM.

Berto, C. et al., (2021), “Environment changes during Middle to Upper Palaeolithic transition in southern Poland (Central Europe). A multiproxy approach for the MIS 3 sequence of Koziarnia Cave (Kraków-Częstochowa Upland)”, *Journal of Archaeological Science: Reports*, 35, 102723.

Bicho, N. et al., (2013), “The ecodynamics of the first modern humans in Southwestern Iberia: The case of Vale Boi, Portugal”, *Quaternary International*, 318, pp. 102-116.

Binford, L. R., Binford, S. R., (1966), “The predatory revolution: a consideration of the evidence for a new subsistence level”, *American Anthropologist*, 68(2), pp. 508-512.

Binford, S. R., (1968), “Early Upper Pleistocene adaptations in the Levant 1”, *American Anthropologist*, 70(4), pp. 707-717.

Binford, L. R., (1984), “Faunal remains from Klasies River mouth”, *American Anthropologist*, 88(2), pp.494-495.

Blasco López, R., (2011), *La amplitud de la dieta cárnica en el Pleistoceno medio peninsular: una aproximación a partir de la Cova del Bolomor (Tavernes de la Valldigna, Valencia) y del subnivel TD10-1 de Gran Dolina (Sierra de Atapuerca, Burgos)* (Doctoral dissertation, Universitat Rovira i Virgili).

Bocherens, H. et al, (1991), “Isotopic biogeochemistry (13C, 15N) of fossil vertebrate collagen: application to the study of a past food web including Neandertal man”, *Journal of Human Evolution*, 20(6), pp. 481-492.

Bocherens, H. et al., (1999), “Palaeoenvironmental and palaeodietary implications of isotopic biogeochemistry of last interglacial Neanderthal and mammal bones in Scladina Cave (Belgium)”, *Journal of archaeological science*, 26(6), pp. 599-607.

Bocherens, H. et al., (2005), “Isotopic evidence for diet and subsistence pattern of the Saint-Césaire I Neanderthal: review and use of a multi-source mixing model”, *Journal of human evolution*, 49(1), pp. 71-87.

Bocherens, H., (2006), “Isòtops estables de carboni i nitrogen i paleoalimentacions humanes: aplicació a les poblacions neandertals”, *Cota zero: revista d'arqueologia i ciència*, pp. 47-53.

Bocherens, H., (2009), Neanderthal dietary habits: review of the isotopic evidence. The evolution of Hominin diets”, *Springer*, pp. 241-250.

Bocherens, H., (2016), “Direct isotopic evidence for subsistence variability in Middle Pleistocene Neanderthals (Payre, southeastern France)”, *Quaternary Science Reviews*, 154, pp. 226-236.

Bocherens, H., Drucker, D. G., (2006), “Dietary competition between Neanderthals and Modern humans: Insights from stable isotopes”, en *When Neanderthals and Modern Humans Met*, Tübingen Publications in Prehistory, Kerns Verlag, Tübingen, pp. 129-143.

Boscato, P., (2011), “Management of paleoenvironmental resources and exploitation of raw materials at the Middle Paleolithic site of Oscurusciuto (Ginosa, southern Italy): units 1 and 4. In Neanderthal lifeways, subsistence and technology” Springer, Dordrecht, pp. 87-96.

Brown, K. et al., (2011), “Small game and marine resource exploitation by Neanderthals: the evidence from Gibraltar”, *In Trekking the Shore*, Springer, New York, pp. 247-272.

Buck, L. T., Stringer, C. B., (2014), “Having the stomach for it: a contribution to Neanderthal diets?”, *Quaternary Science Reviews*, 96, pp. 161-167.

Carro, S., (2020), Wind of change: zooarchaeological approach to the Middle–Upper Palaeolithic transition in Cova Gran of Santa Linya (Lleida, south-eastern Pre-Pyrenees), *Journal of Paleolithic Archaeology*, 3(4), pp. 989-1031.

Carvalho, M., Bicho, N., (2021), “Complexity in the Middle to Upper Paleolithic Transition in Peninsular Southern Europe and application of refugium concepts”, *Journal of Quaternary Science*.

Chase P. G., (1986), “The hunters of Combe Grenal: Approaches to Middle Paleolithic subsistence in Europe”, *Oxford: British Archaeological Reports International Series*, 286.

Chase P.G. et al., (1994), “Taphonomy and zooarchaeology of a Mousterian faunal assemblage from La Quina, Charente, France”, *J Field Archaeology*, 21, pp. 289-305.

Columbu, A. et al., (2020), “Speleothem record attests to stable environmental conditions during Neanderthal–modern human turnover in southern Italy”, *Nature ecology & evolution*, 4(9), 1188-1195.

d’Errico, F., Sanchez, M. F., (2003), “Neandertal extinction and the millennial scale climatic variability of OIS 3”, *Quaternary Science Reviews*, 22 (8-9), pp.769-788.

Dusseldorp, G. L., (2009), *A view to a kill: Investigating Middle Palaeolithic subsistence using an optimal foraging perspective*, Sidestone Press.

Egocheaga, J. E. et al., (2004), “New evidence and interpretation of subvertical grooves in neanderthal teeth from Cueva de Sidrón (Spain) and Figueira Brava (Portugal)”, *Anthropologie (1962-)*, 42(1), pp. 49-52.

El Zaatari, S. et al., (2011), “Ecogeographic variation in Neandertal dietary habits: evidence from occlusal molar microwear texture analysis”, *Journal of Human Evolution*, 61(4), pp.411-424.

El Zaatari, S., Hublin, J., (2014), “Diet of Upper Paleolithic Modern Humans: Evidence from Microwear Texture Analysis”, *American Journal of Physical Anthropology*, 153 (4), pp. 570-581.

Estalrich, A. et al., (2011), “Brief communication: subvertical grooves on interproximal wear facets from the El Sidron (Asturias, Spain) Neandertal dental sample”, *American journal of physical anthropology*, 144(1), pp. 154-161.

Estalrich, A. et al., (2017), “Dietary reconstruction of the El Sidrón Neandertal familial group (Spain) in the context of other Neandertal and modern hunter-gatherer groups. A molar microwear texture analysis”, *Journal of Human Evolution*, 104, pp. 13-22.

Fa, J. E. et al., (2013), “Rabbits and hominin survival in Iberia. *Journal of human evolution*”, 64(4), pp. 233-241.

Fernandez-Lopez de Pablo, J., (2014), “Land snails as a diet diversification proxy during the Early Upper Palaeolithic in Europe”, *Plos one*, 9(8), e104898.

Fewlass, H. et al., (2020), “A 14 C chronology for the Middle to Upper Palaeolithic transition at Bacho Kiro cave, Bulgaria”, *Nature ecology & evolution*, 4(6), pp. 794-801.

Finlayson, C., (2008), “On the importance of coastal areas in the survival of Neanderthal populations during the Late Pleistocene”, *Quaternary Science Reviews*, 27 (23-24), pp. 2246-2252.

Fiorenza, L. et al., (2015), “To Meat or Not to Meat? New Perspectives on Neanderthal Ecology”, *Yearbook of Physical Anthropology*, 156, pp: 43-71.

Fiorenza, L. et al., (2020), “Diet and cultural diversity in Neanderthals and modern humans from dental macrowear analyses”, In *Dental Wear in evolutionary and biocultural contexts*, Academic Press, pp. 39-72.

Fizet, M. et al., (1995), “Effect of diet, physiology and climate on carbon and nitrogen stable isotopes of collagen in a Late Pleistocene anthropic palaeoecosystem: Marillac, Charente, France”, *Journal of archaeological science*, 22(1), pp. 67-79.

Fox, C. L., Pérez-Pérez, A., (1993), “The diet of the Neanderthal Child Gibraltar 2 (Devil's Tower) through the study of the vestibular striation pattern”, *Journal of human Evolution*, 24(1), pp. 29-41.

Germonpré, M. et al., (2014), “Possible evidence of mammoth hunting at the Neanderthal site of Spy (Belgium)”, *Quaternary International*, 337, pp. 28-42.

Golovanova, L. V. et al., (2010), “Significance of ecological factors in the Middle to Upper Paleolithic transition”, *Current Anthropology*, 51(5), pp. 655-691.

Grayson DK, Delpech F., (1994), “The evidence of Middle Paleolithic scavenging from Couche VIII, Grotte Vaufray (Dordogne, France)”, *Journal of Archaeology Science*, 21, pp. 359-375.

Guillaud, E. et al., (2020), “Neanderthal foraging in freshwater ecosystems: A reappraisal of the Middle Paleolithic archaeological fish record from continental Western Europe”, *Quaternary Science Reviews*, 106731.

Gutiérrez-Zugasti, F.I., (2010), *La Explotación de Moluscos y otros Recursos Litorales en la Región Cantábrica Durante el Pleistoceno Final y el Holoceno inicial*, (Vol.1.), Ed: Universidad de Cantabria, Santander.

Hajdinjak, M. et al., (2021), “Initial Upper Palaeolithic humans in Europe had recent Neanderthal ancestry”, *Nature*, 592 (7853), pp. 253-258.

Hardy, B. L., (2010), “Climatic variability and plant food distribution in Pleistocene Europe: Implications for Neanderthal diet and subsistence”, *Quaternary Science Reviews*, 29 (5-6), pp. 662-679.

Harris, M., (2009), *Bueno para comer*, Alianza.

Haws, J. A. et al., (2020), “The early Aurignacian dispersal of modern humans into westernmost Eurasia”, *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 117 (41), pp. 25414-25422.

Heinrich, H., (1988), “Origin and consequences of cycle rafting in the northeast Atlantic Ocean during the past 130.000 years”, *Quaternary Research*, 29, pp. 142-152.

Henry, A. G. et al., (2011), “Microfossils in calculus demonstrate consumption of plants and cooked foods in Neanderthal diets (Shanidar III, Iraq; Spy I and II, Belgium)”, *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108(2), pp. 486-491.

Henry, A. G. et al., (2014), “Plant foods and the dietary ecology of Neanderthals and early modern humans”, *Journal of human evolution*, 69, pp. 44-54.

Hockett, B., (2012), “The consequences of Middle Paleolithic diets on pregnant Neanderthal women”, *Quaternary International*, 264, pp. 78-82.

Hockett, B., Haws, J., (2003), “Nutritional ecology and diachronic trends in Paleolithic diet and health”, *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews: Issues, News, and Reviews*, 12(5), pp. 211-216.

Hockett, B., Haws, J. A., (2005), “Nutritional ecology and the human demography of Neanderthal extinction”, *Quaternary International*, 137(1), pp. 21-34.

Jaouen, K. et al., (2019), “Exceptionally high  $\delta^{15}\text{N}$  values in collagen single amino acids confirm Neandertals as high-trophic level carnivores”, *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 116(11), pp. 4928-4933.

Jones, J. R. et al., (2018), “Changing environments during the Middle-Upper Palaeolithic transition in the eastern Cantabrian Region (Spain): direct evidence from stable isotope studies on ungulate bones”, *Scientific Reports*, 8 (1), pp. 1-20.

Kaplan, H., Hill, K., (2017), *The evolutionary ecology of food acquisition. In Evolutionary ecology and human behavior*, Routledge.

Kullmer, O., (2009), “Occlusal fingerprint analysis: Quantification of tooth wear pattern”, *American Journal of Physical Anthropology: The Official Publication of the American Association of Physical Anthropologists*, 139(4), pp. 600-605.



Lalueza-Fox, C., (2021), “Neanderthal assimilation?”, *Nature Ecology & Evolution*, 5(6), pp. 711-712.

Lev, E. et al., (2005), “Mousterian vegetal food in Kebara cave, Mt. Carmel”, *Journal of Archaeological Science*, 32(3), pp. 475-484.

Long, J. A., Paul, C. S., (2013), “Quantifying the periodicity of Heinrich and Dansgaard–Oeschger events during Marine Oxygen Isotope Stage 3”, *Quaternary Research*, 79 (3), pp. 413-423.

Longo, L. et al., (2021), “Aurignacian grinding stone from Surein I (Crimea): “trace-ing” the roots of starch-based diet”, *Journal of Archaeological Science*, 38, 102999.

Madella, M. et al., (2002), “The exploitation of plant resources by Neanderthals in Amud Cave (Israel): the evidence from phytolith studies”, *Journal of Archaeological Science*, 29(7), pp. 703-719.

Marean, C. W., Assefa, Z., (1999), “Zooarcheological Evidence for the Faunal exploitation Behavior of Neandertals and Early Modern Humans”, *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews: Issues, News, and Reviews*, 8(1), pp. 22-37.

Marean, C. W., Kim, S. Y., (1998), “Mousterian large-mammal remains from Kobeh Cave behavioral implications for Neanderthals and early modern humans”, *Current anthropology*, 39(S1), pp. 79-114.

Marín-Arroyo, A. B., (2009), “The use of optimal foraging theory to estimate Late Glacial site catchment areas from a central place: The case of eastern Cantabria, Spain”, *Journal of Anthropological Archaeology*, 28(1), pp. 27-36.

Marín-Arroyo, A. B., (2010), *Archaeozoology in the eastern Cantabrian region during the pleistocene/holocene transition: El Mirón cave*, (Vol. 2), Ed. Universidad de Cantabria.

Marín-Arroyo, A. B., Ocio, D., (2018), “Disentangling faunal skeletal profiles. A new probabilistic framework”, *Historical Biology*, 30(6), pp. 720-729.

Marín-Arroyo, A. B., Sanz-Royo, A., (2021), “What Neanderthals and AMH ate: reassessment of the subsistence across the Middle–Upper Palaeolithic transition in the Vasco-Cantabrian region of SW Europe”, *Journal of Quaternary Science*, pp. 1-15.

Maroto, J., (2005), “Problemática cronológica del final del Paleolítico Medio en el Norte Peninsular”, *Neandertales cantábricos, Estado de la cuestión, Monografías*, 20, pp. 101-114.

Mellars, P., (1973), *The Character of the Middle-Upper Palaeolithic Transition in South-West France. In The Explanation of Culture Change: Models in Prehistory*, Colin Renfrew, London: Duckworth.

McBrearty, S., Brooks, A. S., (2000), “The revolution that wasn't: a new interpretation of the origin of modern human behavior”, *Journal of human evolution*, 39(5), pp. 453-563.

Nabais, M., (2018), “Neanderthal Subsistence in Portugal: What Evidence? Archaeology International, 21(1), pp.95-100.

Ohkouchi, N. et al., (2017), “Advances in the application of amino acid nitrogen isotopic analysis in ecological and biogeochemical studies”, *Organic Geochemistry*, 113, pp. 150-174.

O'Regan, H. J. et al., (2016), “The missing mushrooms: Searching for fungi in ancient human dietary analysis”, *Journal of Archaeological Science*, 75, pp. 139-143.

Patou-Mathis, M., (1993), “Taphonomic and paleoethnographic study of the fauna associated with the Neandertal of Saint-Césaire”, in *Context of a Late Neandertal: Implications of Multidisciplinary Research for the Transition to Upper Paleolithic Adaptations at Saint-Césaire*, Charente-Maritime, France, pp. 81-102.

Pearson, J. A., (2007), “Hunters, fishers and scavengers: a review of the isotope evidence for Neanderthal diet”, *Before Farming*, 2(2), pp. 1-16.

Pérez-Pérez, A. et al., (2003), “Non-occlusal dental microwear variability in a sample of Middle and Late Pleistocene human populations from Europe and the Near East”, *Journal of Human Evolution*, 44(4), pp. 497-513.

Pinilla, B., (2012), *Dieta y Adaptaciones Ecológicas de las Poblaciones Humanas del Pleistoceno Medio y Superior*, (Doctoral), Universitat de Barcelona.

Power, R. C. et al., (2018), “Dental calculus indicates widespread plant use within the stable Neanderthal dietary niche”, *Journal of Human Evolution*, 119, pp. 27-41.

Radini, A. et al., (2016), “Neanderthals, trees and dental calculus: new evidence from El Sidrón”, *Antiquity*, 90(350), pp. 290-301.

Ready, E., (2010), “Neandertal man the hunter: a history of Neandertal subsistence”, *Vis-à-vis: Explorations in Anthropology*, 10(1), pp. 58-810.

Richards, M. P. et al., (2000), “Neanderthal diet at Vindija and Neanderthal predation: the evidence from stable isotopes”, *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 97(13), pp. 7663-7666.

Richards, M. P. et al., (2001), “Sulphur isotopic variation in ancient bone collagen from Europe: implications for human palaeodiet, residence mobility, and modern pollutant studies”, *Earth and Planetary Science Letters*, 191(3-4), pp. 185-190.

Richards, M. P. et al., (2008), “Isotopic dietary analysis of a Neanderthal and associated fauna from the site of Jonzac (Charente-Maritime), France”, *Journal of Human Evolution*, 55(1), pp. 179-185.

Richards, M. P., Trinkaus, E., (2009), “Isotopic evidence for the diets of European Neanderthals and early modern humans”, *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(38), pp. 16034-16039.

Roebroeks, W., (2008), “Time for the Middle to Upper Paleolithic transition in Europe”, *Journal of Human Evolution*, 55(5), pp. 918-926.

Rubio-Campillo, X. et al., (2019), “Nuevas perspectivas sobre la relación entre humanos anatómicamente modernos y neandertales”, *Índice Histórico Español*, 132(2019), pp. 169-195.

Salazar-García, D. C. et al., (2013), “Neanderthal diets in central and southeastern Mediterranean Iberia”, *Quaternary International*, 318, pp. 3-18.

Shennan, S., (2002), “Archaeology and evolutionary ecology”, *World Archaeology*, 34(1), pp. 1-5.

Siddall, M. et al., (2008), “Marine isotope stage 3 sea level fluctuations: Data synthesis and new outlook”, *Reviews of Geophysics*, 46(4).

Sistiaga, A. et al., (2014), “The Neanderthal meal: a new perspective using faecal biomarkers”, *PloS one*, 9(6), e101045.

Stiner, M. C., (1991), “Food procurement and transport by human and non-human predators”, *Journal of Archaeological Science*, 18(4), pp. 455-482.

Stiner, M. C., Kuhn, S. L., (1992), “Subsistence, technology, and adaptive variation in Middle Paleolithic Italy”, *American Anthropologist*, 94(2), pp. 306-339.

Stiner, M. C., (2010), “Prey choice, site occupation intensity & economic diversity in the Middle –early Upper Palaeolithic at the Üçağızlı Caves, Turkey”, *Before farming*.

Stringer, C. B. et al., (2008), “Neanderthal exploitation of marine mammals in Gibraltar”, *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(38), pp. 14319-14324.

Timmermann, A., (2020), “Quantifying the potential causes of Neanderthal extinction: Abrupt climate change versus competition and interbreeding”, *Quaternary Science Reviews*, 238, 106331.

Trinkaus, E., (1986), “The Neandertals and modern human origins”, *Annual review of anthropology*, 15(1), pp. 193-218.

Universidad Complutense de Madrid. *Arqueometría y Análisis Arqueológico*.  
<https://www.ucm.es/arqueoanalisis/arqueobotanica>.

Weckler, J. E., (1954), “The relationships between Neanderthal man and Homo sapiens”, *American Anthr. ologist*, 56(6), pp. 1003-1025.

Weyrich, L. S. et al., (2017), “Neanderthal behaviour, diet, and disease inferred from ancient DNA in dental calculus”, *Nature*, 544(7650), pp. 357-361.

Wißing, C. et al., (2016), “Isotopic evidence for dietary ecology of late Neandertals in North-Western Europe”, *Quaternary International*, 411, pp. 327-345.

Yravedra, J., (2002), “Subsistencia en la transición del Paleolítico Medio al Paleolítico Superior de la Península Ibérica”, *Trabajos de prehistoria*, 59(1), pp. .9-28.

Yravedra, J., López Cisneros, P., (2015), La explotación de recursos animales durante el Paleolítico medio en el interior de la Península Ibérica. *Espacio, tiempo y forma. Serie I, Prehistoria y arqueología*, pp. 137-152.

Yravedra, J., (2016), “Neanderthal and Homo sapiens subsistence strategies in the Cantabrian region of northern Spain”, *Archaeological and Anthropological Sciences*, 8(4), pp. 779-803.

Zapata, L., (2007), *Uso humano de la vegetación durante el Paleolítico en la mitad norte de la Península Ibérica. Bosques, refugios y alimentación*, (Proyecto Investigador), Zaragoza, España.

Zilhão, J. et al., (2020), “Last Interglacial Iberian Neandertals as fisher-hunter-gatherers”, *Science*, 367(6485).